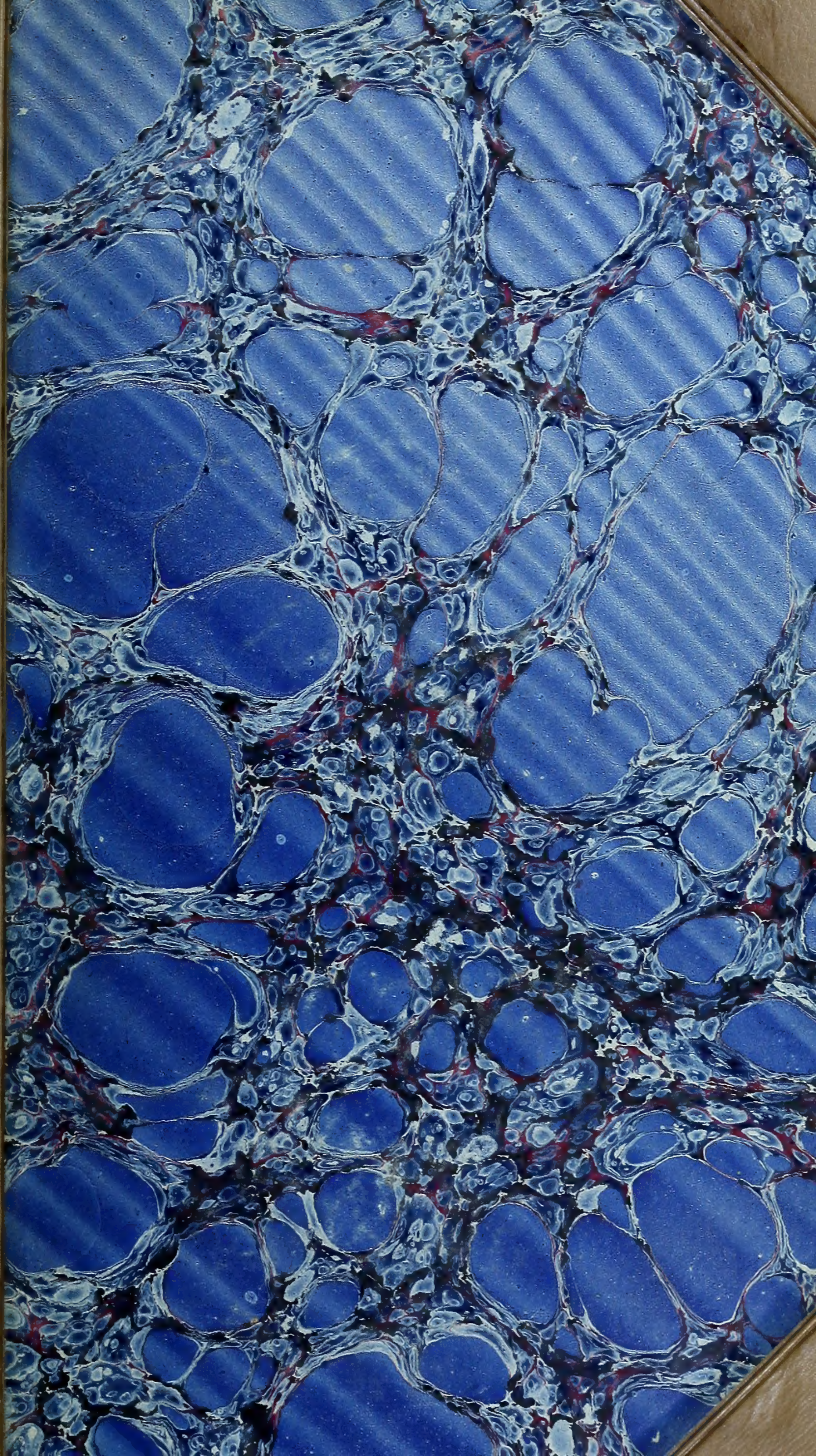


ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

PARIS. — IMPRIMERIE ÉMILE MARTINET, RUE MIGNON, 2.



ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. J. DECAISNE

TOME XII

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain et rue de l'Éperon

En face l'École de médecine.

1881

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

RECHERCHES

D'EMBRYOGÉNIE VÉGÉTALE COMPARÉE

1er MÉMOIRE : LÉGUMINEUSES.

Par M. L. GUIGNARD

INTRODUCTION.

Après la lutte mémorable qui se termina par le renversement de la théorie des pollinistes, on avait pu considérer l'histoire des deux premières périodes embryogéniques, l'ovogénie et l'imprégnation, comme définitivement acquise à la science. L'ensemble des résultats fournis par l'étude d'un grand nombre de Phanérogames paraissait ne devoir laisser à cet égard, aux recherches ultérieures, que la constatation de faits d'un intérêt secondaire : de là le temps d'arrêt qui suivit les travaux de Hofmeister. La troisième période, la plus longue, comprenant la série des phénomènes par lesquels la cellule fécondée est amenée à son développement complet, ne devait être étudiée que beaucoup plus tard.

Dès qu'on connut la nature intime du phénomène de la reproduction sexuelle, on fut porté à l'envisager à différents points de vue. On se demanda tout d'abord si les circonstances qui accompagnent la fécondation ne présenteraient pas, dans les divers ordres de végétaux, moins d'uniformité qu'on était disposé à le croire, et si cette variété même ne viendrait pas un jour en aide à la délimitation des familles naturelles. Les nombreuses recherches de Hofmeister furent, comme on le sait, très peu favorables à cette manière de voir. Mais il faut remar-

quer qu'on ne tenait compte alors que de l'état adulte du sac embryonnaire ; son origine et les formations premières dont il est le siège sont encore en discussion à l'heure actuelle. Quant à l'étendue des variations présentées par l'embryon dans le cours de son développement, elle exigeait, pour être appréciée comparativement, une longue série d'observations embrassant l'ensemble des Phanérogames. Il fallait pour cela s'adresser à l'examen comparé des tissus, à la morphologie.

Mais l'embryogénie, considérée à un point de vue plus général, qu'il s'agisse des végétaux ou des animaux, ne comporte pas seulement l'étude de la structure et des différenciations anatomiques qu'ils peuvent offrir dans le cours de leur évolution ; elle embrasse encore l'examen d'un certain nombre de phénomènes qui relèvent de la physiologie, tels que la nutrition des tissus et le jeu des organes à l'aide desquels elle s'effectue. Cependant, le développement de l'embryon végétal n'a guère été considéré jusqu'à ce jour qu'au point de vue purement morphologique. Ce n'est pas que, même à une époque déjà fort reculée, l'attention n'ait été appelée sur le côté physiologique; mais l'absence générale d'appareils spécialisés chez les végétaux, la simplicité relative de leur organisation, en même temps que les difficultés et l'imperfection des méthodes microchimiques, ne laissaient à ce genre de recherches qu'une très faible importance.

Toutefois ce côté de l'histoire embryogénique a été récemment l'objet d'un travail intéressant, dont les conclusions, au point de vue morphologique, viennent prêter un nouvel appui aux assertions des auteurs qui, dans ces dernières années, ont vivement combattu les généralisations trop hâtives de quelques botanistes sur les différenciations des tissus embryonnaires.

Presque en même temps, la publication de résultats inattendus sur le sac embryonnaire remettait en question les faits considérés jusque-là comme les mieux établis et ouvrait un vaste champ d'étude aux investigateurs.

Après un certain nombre de recherches effectuées dans cette voie, la grande classe des Légumineuses me parut mériter à

tous égards de fixer l'attention. Je crus devoir en faire d'abord l'objet d'un travail spécial.

Mais comme une étude de ce genre embrasse nécessairement un certain nombre de questions dont l'embryogénie comparée peut seule préparer la solution définitive, il est indispensable de rappeler d'abord brièvement les opinions émises dans ces derniers temps sur les principales phases de l'évolution embryonnaire en général, avant de mentionner les recherches dont les Légumineuses ont été l'objet. Cet aperçu rapide montrera à la fois les divergences d'opinion qui séparent les auteurs sur la plupart des points, les anomalies qu'on a cru trouver dans cette classe en particulier, et par suite la raison d'être de ce travail embryogénique.

HISTORIQUE

En poursuivant l'étude de l'embryon dicotylédoné dès le plus jeune âge jusqu'à la maturité de la graine, principalement dans le *Capsella Bursa-pastoris*, Hanstein, le premier, s'efforça d'établir comment les segmentations successives de la cellule fécondée donnent naissance à trois histogènes distincts (1).

La première cloison produite après la fécondation a lieu dans le sens transversal et forme deux cellules, dont l'inférieure deviendra l'embryon ; la supérieure, la plus rapprochée du micropyle, est la première ébauche du suspenseur. Ces deux cellules sont l'origine de deux parties morphologiquement distinctes. Il s'y produit successivement des phénomènes importants : l'inférieure se dédouble tout d'abord par une cloison longitudinale, après quoi il se fait dans chacune des deux moitiés une cloison transversale ; de sorte que le jeune embryon se compose de quatre quartiers de sphère. Cette deuxième partition marque désormais la limite entre la portion cotylédonaire et la région hypocotylée. L'apparition d'une cloison tangentielle dans chacun des quartiers de sphère donne un globule formé de huit cellules : quatre périphériques repré-

(1) J. Hanstein, *Die Entwicklung des Keimes der Monocotylen und Dicotylen* (*Bot. Abhandl.*, I, 1870. Bonn).

sentant le dermatogène, quatre internes devant subir des divisions qui permettront de très bonne heure de reconnaître une différenciation en plérome ou cylindre central, et périblème ou tissu cortical. Le dermatogène, au contraire, n'opère plus sa croissance que par des divisions radiales et contribue plus tard, par des divisions tangentielles, à former les assises cellulaires de la coiffe. Une cellule adjacente à l'embryon et terminant le suspenseur, l'hypophyse, joue un rôle important : c'est elle qui complète l'axe à son extrémité et forme ainsi une partie de la coiffe.

Hanstein cherche de même à démontrer l'existence d'une loi semblable pour les Monocotylédones. Dans ces plantes, l'embryon dériverait non plus d'une seule cellule terminale, mais de trois cellules superposées, dont la supérieure se comporterait comme hypophyse.

L'année suivante, M. Reinke, continuant les recherches de son maître, étudia le développement terminal de la racine, et, malgré le champ restreint de ses observations, crut de même pouvoir en déduire des lois générales (1).

Ces résultats, remarquables d'ailleurs à plusieurs égards, devinrent presque aussitôt classiques. Mais on ne tarda pas à signaler sur plusieurs points de notables divergences : à la période de généralisation succéda la période d'analyse.

En 1874, après avoir suivi le développement de l'embryon monocotylédoné, M. Hegelmaier (2) fait remarquer que, dans plusieurs cas, le mode d'accroissement de la racine ne rentre pas dans le type établi par Hanstein. Une conclusion analogue découle des recherches publiées vers la même époque par M. Koch (3) et par M. Fleischer (4).

(1) J. Reinke, *Untersuchungen über Wachsthumgeschichte u. Morphologie* (*Bot. Abhandl.*, I, 1871).

(2) Hegelmaier, *Ueber die Entwicklung der Wurzelspitze der Gramin. und Cyperac.* (*Sitzungsberichte der bot. Section der Schles. Gesellschaft*, 1874).

(3) L. Koch, *Untersuch. über die Entwicklung der Cuscuteen.* (*Bot. Abhandl.*, II, 1874).

(4) Fleischer, *Beiträge zür Embryog. der Monokot. und Dicotylen ;* Flora, 1874. nº 24.

M. Westermaier (1) reprend ensuite l'observation du *Capsella* et arrive à des résultats tout différents de ceux du professeur de Bonn. Les divisions ne se font pas comme l'indique Hanstein, la distinction des tissus internes est beaucoup plus tardive, l'orientation de l'embryon par rapport aux premières divisions de la cellule mère n'est pas conforme aux indications de cet auteur.

Dans son mémoire de 1878, M. Hegelmaier (2) étend ses recherches à un certain nombre de familles dont l'embryogénie n'avait pas encore été étudiée ou réclamait de nouvelles observations. Il affirme que, dans la majorité des cas, le mode de différenciation des tissus n'offre ni la netteté, ni la constance qu'on avait cru pouvoir lui assigner.

Les opinions de ces derniers auteurs trouvèrent un nouvel appui dans les travaux de plusieurs botanistes qui s'attachèrent principalement à examiner la structure et l'accroissement de l'extrémité radiculaire. Leurs observations, toutefois, n'étaient pas sans offrir de notables divergences; elles furent bientôt reprises par M. Flahault (3), qui les discuta et les étendit à l'ensemble des Phanérogames avec un soin et une précision remarquables.

Plus récemment paraissait un travail de M. Treub sur l'embryogénie des Orchidées (4). Cette famille semblait très favorable à l'étude des rapports des tissus, car l'embryon y est toujours faiblement développé; de plus il n'est pas gêné par la formation d'un albumen. Or, M. Treub confirme les résultats de M. Fleischer et montre également que des espèces voisines peuvent présenter parfois de notables variations, et qu'on ne doit attribuer que peu d'importance aux relations anatomiques de l'embryon avec son suspenseur; il est en effet des cas où cet organe fait complètement défaut.

(1) Westermaier, *Zur Entwicklung der Capsella;* Flora, 1876, n°s 31-32.

(2) Hegelmaier, *Vergl. Unters. über Entwickl. dicotyledonen Keime.* Stuttgart, 1878.

(3) Ch. Flahault, *Recherches sur l'accroissement de la racine chez les Phanérogames* (*Ann. des sc. nat.*, Bot., 6e série, t. VI, 1878).

(4) Treub, *Embryogénie de quelques Orchidées.* Amsterdam, 1878.

Après avoir montré la nécessité de se tenir en garde contre des généralisations prématurées, l'auteur se place à un autre point de vue, celui de la nutrition du jeune embryon dans un certain nombre d'espèces de cette grande famille. Il en est qui possèdent un suspenseur auquel semble dévolu un rôle bien déterminé. Les cellules de cet organe s'allongent en énormes filaments, s'insinuent le long des funicules et s'appliquent en rampant contre les placentas; des grains amylacés ou des globules graisseux apparaissent dans leur intérieur, s'accumulant au voisinage de l'embryon en voie de segmentation rapide. Cet embryon est lui-même muni d'une épaisse cuticule et souvent isolé des parois environnantes par les cellules du suspenseur qui l'entourent à la façon d'un mycélium de champignon; il ne doit donc offrir qu'une faible perméabilité aux substances nutritives. Le rôle physiologique du suspenseur semble mis en évidence par ce fait, qu'on peut suivre à l'aide des réactifs les migrations des matières alimentaires des parois ovariennes vers le suspenseur, de celui-ci vers l'embryon.

Treviranus (1) s'était déjà demandé, alors que les observations d'embryogénie végétale étaient encore fort peu nombreuses et qu'on cherchait partout des rapprochements entre le règne végétal et le règne animal, si le suspenseur ne servirait pas au transport des substances nutritives. Dans ce cas, il faudrait, selon cet auteur, que cet organe prît un accroissement proportionnel à celui de l'embryon et à son besoin de nourriture. Or, le petit nombre de cellules qui le composent en général, disposées le plus souvent en un cordon grêle, excluait à ses yeux tout rôle de ce genre.

Meyen (2) émit plus tard l'opinion que, dans certains cas, le suspenseur n'est pas simplement un organe de fixation; mais rien n'était venu l'appuyer avant les faits observés par M. Treub et qui avaient échappé aux auteurs dont les recherches avaient eu pour objet les mêmes plantes.

On avait bien remarqué que dans quelques familles, telles

(1) Treviranus, *Von der Entwickl. des Embryo*. Berlin, 1816.

(2) Meyen, *Ann. des sc. nat.*, 2e série, t. XV, 1841, p. 226-227.

que les Crucifères, les Caryophyllées (1), le suspenseur prend souvent une forme vésiculeuse et se remplit d'un plasma dense et granuleux, qui plus tard disparaît peu à peu quand l'embryon grossit et atteint ses dimensions définitives. L'attention ne paraît pourtant pas s'être portée suffisamment sur ce point. On n'a pas davantage considéré les relations que cet organe peut offrir avec les matières nutritives mises à la portée de l'embryon dans le cours de son développement, ni la raison d'être de ses variations de forme et de volume, parfois considérables, comme nous le verrons plus tard, ni la succession des phénomènes par lesquels est assurée la nutrition du jeune être en voie de formation.

Pendant que les critiques se succédaient sur le mode d'accroissement de l'embryon à partir de sa naissance, M. Warming (2) publiait un travail important sur le développement de l'ovule.

Le savant danois s'efforce d'abord de démontrer la nature foliaire de l'ovule et de prouver que le nucelle est une création nouvelle sur le mamelon ovulaire. Le développement du sac embryonnaire est ici un fait capital. La cellule qui doit lui donner naissance appartient par son origine à l'assise sous-épidermique du nucelle. Il la compare à son analogue dans l'anthère. L'homologie du nucelle avec le sac pollinique est établie par l'identité du mode de développement ; mais il y a cette différence, que dans le nucelle une seule cellule devient reproductrice, tandis que dans le sac pollinique il y en a au contraire un grand nombre.

M. Warming établit deux types distincts dans le mode d'évolution de la cellule sous-épidermique du nucelle ou « cellule privilégiée » : 1° le type gamopétale ou monochlamydé, dans lequel cette cellule devient directement et sans subir de divisions « la cellule mère primordiale du sac embryonnaire » ; 2° le type dialypétale ou dichlamydé, dans lequel elle se divise

(1) Tulasne, *Études d'embryogénie végétale* (*Ann. des sc. nat.*, 3e série, t. XII, 1849). — *Nouvelles études*, etc. (4e série, t. XV, 1855).
(2) E. Warming, *De l'ovule* (*Ann. des sc. nat.*, 6e série, t. V, 1878).

en deux cellules superposées dont l'inférieure est la cellule mère primordiale, la supérieure, de son côté, restant indivise ou produisant un tissu plus ou moins compliqué qu'il appelle la « calotte ».

Il apparaît ensuite dans la cellule mère primordiale des cloisons transversales, en nombre variable, ordinairement épaisses, gonflées et souvent ondulées, qui la divisent en 2, 3, 4, 5 compartiments superposés, comparables aux « cellules mères spéciales » du pollen. Les vésicules embryonnaires représenteraient des spores nées dans l'une d'elles, qui devient sac embryonnaire par la résorption des cloisons des autres cellules mères spéciales et s'agrandit en repoussant plus ou moins rapidement les autres cellules du nucelle.

Mais cette hypothèse séduisante, en raison des déductions théoriques qui s'y rattachent, ne concorde pas avec les résultats d'une haute importance annoncés la même année par M. Strasbürger (1). La découverte en est si inattendue, qu'elle renverse complètement les idées admises depuis Hofmeister jusqu'à ce jour. Elle fut faite dans l'*Orchis pallens* dont les ovules se prêtent admirablement à l'observation. M. Strasbürger se trompait cependant sur l'origine du sac embryonnaire (2) ; plus tard il rectifiait lui-même cette erreur (3). Le fait capital n'en reste pas moins parfaitement établi.

Le noyau du sac embryonnaire se divise en deux nouveaux noyaux égaux qui se rendent aux deux extrémités. Chacun d'eux se divise de nouveau, et cela encore une fois ; de sorte que finalement le sac embryonnaire contient huit noyaux : quatre dans la région micropylaire et quatre dans la région chalazienne. Ces divisions s'opèrent dans des plans déterminés. Trois des noyaux de la région supérieure deviennent l'appareil

(1) E. Strasbürger, *Ueber Befruchtung und Zelltheilung*. Iéna, 1878.

(2) M. Strasbürger pensait qu'après la formation de deux cellules dues à la division transversale de la cellule sous-épidermique, une nouvelle cloison se montre dans la cellule supérieure, tandis qu'en réalité c'est la cellule inférieure qui se partage vers le haut.

(3) *Gymnospermen und Angiospermen*, p. 21, 1879.

sexuel, composé de l'œuf et des synergides ; trois des noyaux inférieurs deviennent l'appareil antipode. Le quatrième noyau d'en haut et le quatrième d'en bas cheminent l'un vers l'autre et se fusionnent vers le milieu du sac pour en constituer le noyau propre.

On conçoit que M. Strasbürger s'efforçât de saisir le sens de cette fusion singulière et de poursuivre le sort de ce noyau secondaire du sac embryonnaire. Il découvrait bientôt après (1) qu'à la suite de la fécondation, c'est lui qui donne naissance, par divisions successives, aux noyaux de nature endospermique qui, tantôt resteront libres et disparaîtront, tantôt s'organiseront en un tissu transitoire ou permanent par l'apparition de cloisons cellulaires dans le plasma environnant. Il établissait du même coup que la formation cellulaire libre, telle qu'elle était admise dans le sac embryonnaire, n'est en réalité que le résultat d'une division.

M. Vesque (2) a, depuis, défendu la théorie ébauchée par M. Warming. Il essaye de prouver que le sac embryonnaire naît de la fusion des deux cellules supérieures formées dans la cellule mère primordiale ; il ne croit pas que le schéma de M. Strasbürger soit général. Deux cas sont possibles, selon lui : 1° celui d'un sac embryonnaire proprement dit à deux tétrades ; 2° celui d'un sac à une seule tétrade. Dans le premier, les choses se passent comme le dit M. Strasbürger ; dans le second, le noyau de la cellule 2 reste indivis ; il se fusionne également avec le quatrième venu d'en haut, et reste, après comme avant, chargé des fonctions végétatives de la cellule : il n'y a par conséquent pas d'antipodes ; leur existence serait même un caractère d'infériorité dans la série des Angiospermes, dont le groupe le plus élevé est celui des Gamopétales, où ne se forme jamais qu'une seule tétrade. Il appelle « anticlines » les cellules sous-jacentes au sac embryonnaire, nées aussi dans la

(1) Strasbürger, *Bot. Zeit.*, avril 1879.

(2) J. Vesque, *Développement du sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes* (*Ann. des sc. nat.*, Bot., 6e série, t. VI, 1878). — *Nouvelles recherches* (t. VIII, 1879).

cellule mère primordiale, mais n'ayant pas donné naissance à des tétrades de noyaux. L'expression avait été créée par M. Strasbürger, mais seulement pour quelques cas spéciaux.

L'année suivante, les recherches de M. Fischer (1) et de M. Marshall Ward (2) vinrent appuyer les assertions du savant professeur d'Iéna.

M. Fischer examina principalement les Monocotylédones et quelques Dialypétales. Il constata que la cellule mère du sac embryonnaire naît ordinairement de la couche sous-épidermique du nucelle, parfois aussi d'une couche plus profonde. Chez les Dialypétales, le mode de formation des premières cloisons intranucellaires est remarquablement constant ; la cellule mère tire aussi son origine de la couche sous-épidermique qui a dans ce groupe un rôle très accentué. M. Fischer suivit la formation des noyaux dans le sac embryonnaire et les relations qu'ils présentent dans la suite du développement. Au total, ses conclusions sont en parfait accord avec celles de M. Strasbürger.

Les recherches de M. Marshall Ward portèrent surtout sur le *Butomus umbellatus*. Son opinion, confirmée par l'étude de plusieurs autres plantes, est analogue à celle de l'auteur précédent. M. Ward croit devoir rejeter l'homologie des noyaux du sac embryonnaire avec les grains polliniques et par conséquent avec les spores ; pour lui, la nature morphologique du sac embryonnaire ne paraît pas encore, dans l'état actuel de nos connaissances, pouvoir être établie d'une façon certaine.

Vers la fin de la même année, durant le cours de mes recherches sur cette question, MM. Treub et Mellink donnèrent d'abord, dans une courte notice (3), un aperçu de leurs obser-

(1) Fischer. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, Bd VII, Heft I, 1880.

(2) Marshall Ward, *A Contribution to our knowledge of the Embryo-sac in Angiosperms*, in *Journal of the Linnean Society*, vol. XVII, p. 519, 1880. — *On the Embryo-sac and Development of Gymnadenia conopsea*, in *the Quarterly Journal of microscopical science*, new series, n° LXXVII, 1880.

(3) Treub et Mellink (J. F. A.), *Notice sur le développement du sac embryonn. dans quelques Angiospermes* (*Archives néerlandaises*, t. XV, octobre 1880).

vations sur le même sujet, consignées plus tard dans une publication de ce dernier auteur (1). Ils admettent également qu'une cellule d'origine sous-épidermique produit une rangée longitudinale de deux à cinq cellules. La cellule inférieure de cette rangée s'agrandit et devient sac embryonnaire ; les autres sont refoulées vers le haut du nucelle et finissent par disparaître complètement. Il n'y a jamais fusion de deux ou de plusieurs de ces cellules. Parfois, la cellule mère primordiale du sac ne produit que deux cellules filles, dont la supérieure se développe, tandis que l'autre disparaît ; parfois aussi une seule cellule sous-épidermique se transforme directement en sac embryonnaire.

On voit qu'il existe sur la plupart des questions qui ont trait à l'embryogénie des divergences d'opinion considérables. Il en résulte que, pour être définitivement établis, les faits qui précèdent doivent s'appuyer sur un ensemble d'observations étendues au plus grand nombre possible de Phanérogames. Aussi les recherches embryogéniques, qui ont contribué pour une si large part aux découvertes de M. Strasbürger sur le rôle du noyau dans la théorie cellulaire, conservent-elles encore aujourd'hui toute leur importance. Nous allons voir que, d'une façon générale, elles méritent surtout d'être poursuivies dans le groupe des Légumineuses.

Il n'est peut-être pas de famille qui ait été l'objet d'aussi nombreuses observations aux différents points de vue de l'organisation végétale ; en revanche, son histoire embryogénique est restée fort incomplète et à refaire entièrement sur les points examinés par quelques auteurs.

Les anciennes publications de Treviranus (2), Mirbel (3) et Meyen (4), sur quelques-unes des formations dont l'ovule

(1) Mellink (J. F. A.), *Over de ontwikkeling van den Kiemsak bij Angiospermen*. Leiden, 1880.

(2) Treviranus, *loc. cit.*

(3) Mirbel, *Nouvelles recherches sur la structure et le développement de l'ovule végétal* (*Mém. de l'Acad. des sc. de Paris*, t. IX, 1830).

(4) Meyen, *Sur la fécondation des végétaux* (*Ann. des sc. nat.*, t. XV, 1841), et *N. Syst. des Pflanz. Phys.*, t. III.

des plantes de cette classe est le siège, méritent à peine d'être mentionnées. Il en est de même des recherches de Schleiden et Vogel (1), entachées des erreurs de la doctrine polliniste, mais présentant cependant de l'intérêt au sujet de l'albumen. J'aurai l'occasion d'y revenir dans le cours de ce travail.

Dans son premier mémoire sur le développement de l'embryon des Phanérogames (2), Hofmeister donna une courte description de la formation embryonnaire chez le *Sutherlandia frutescens*, et plus tard, dans son important travail de 1858 (3), il la décrivit succinctement dans quelques Papilionacées.

Les observations de M. Tulasne sur le même sujet (4) se bornent à une courte description, inexacte d'ailleurs, du suspenseur du *Lathyrus odoratus*. « La famille des Légumineuses, dit-il, fournira un magnifique champ de recherches aux embryologistes. » En écrivant ces mots, l'auteur avait surtout en vue les arguments que cette étude pourrait offrir à l'appui de l'une ou l'autre des théories qui divisaient alors les botanistes. Aujourd'hui, le point de vue est tout différent, mais l'intérêt que pourront avoir les résultats n'en est pas diminué.

J'avais remarqué que plusieurs des plantes examinées par ces botanistes présentaient des particularités qui leur avaient échappé, lorsque, de son côté, M. Hegelmaier arrivait presque en même temps à des résultats inattendus sur l'embryogénie de plusieurs représentants du genre *Lupinus* (5).

Il résulte, en effet, des recherches de cet auteur que des formations de nature inconnue apparaissent dans le sac embryonnaire au moment de la fécondation. L'embryon prendrait naissance, non dans le voisinage du micropyle, mais à une

(1) Schleiden et Vogel, *Ueber das Albumen insbesondere der Leguminosen* (*Mém. des Curieux de la nat.* Bonn, t. XIX, part. I, 1839, et part. II, 1842).

(2) W. Hofmeister, *Die Entstehung des Embryo der Phanerog.*, 1849.

(3) Id., *Neuere Beobacht. über Embryobild. der Phanerog.*, dans *Pringsheims Jahrbücher*, t. I, 1858.

(4) Tulasne, *Nouvelles études d'embryol. végét.* (*Ann. des sc. nat.*, 4e série, t. IV, 1855).

(5) Hegelmaier, *Zur Embryogenie und Endospermentwickelung von Lupinus* (*Bot. Zeit.*, janv.-févr. 1880, nos 5-9, 2 pl.).

distance assez notable et parfois très grande du sommet du sac embryonnaire; il n'offrirait aucune de ses relations normales. Il se produirait en outre des phénomènes si différents de ceux qu'on connaît dans toutes les autres plantes qu'on ne saurait encore en donner une explication rationnelle et qu'on peut supposer que de pareilles anomalies se rencontreront sans doute dans d'autres Légumineuses.

Des recherches antérieures m'avaient révélé des faits intéressants sur le développement embryonnaire des Viciées. J'avais trouvé notamment dans ce groupe un proembryon remarquable par la pluralité constante des noyaux dans les énormes cellules du suspenseur : phénomène qui ne pouvait passer inaperçu en présence des idées nouvelles sur la théorie cellulaire en voie de complète rénovation.

D'ailleurs, en considérant les diverses questions que comporte ce genre d'étude, il était permis de croire que, dans une classe de plantes aussi vaste, capable par la variété de structure de fournir à elle seule presque toutes les lois de la taxonomie botanique, et où l'embryon lui-même présente à la maturité des caractères très variables, les phases successives du développement embryonnaire n'offriraient pas moins de divergences. Des variations analogues devaient exister même à une époque antérieure, car le volume, la forme et la disposition des ovules et de leurs parties constitutives sont également loin de présenter l'uniformité qu'on rencontre dans beaucoup d'autres familles. L'histoire du sac embryonnaire était entièrement à faire ; elle me paraissait devoir offrir des modifications en rapport avec les précédentes.

On pouvait de même se demander, chez des plantes dont les unes sont pourvues, les autres privées d'albumen dans la graine mûre, quelles sont les relations qui existent, dès les premières phases du développement, entre l'embryon et sa réserve alimentaire. Ce côté physiologique n'a encore été l'objet d'aucune observation.

Au point de vue purement anatomique, certaines questions, résolues pour un âge avancé, réclamaient encore un examen

suivi à une époque antérieure : telle est, par exemple, la constitution des tissus à l'extrémité radiculaire, bien connue à la maturité, mais considérée par quelques auteurs comme une anomalie, une dégénérescence survenue à la dernière période du développement embryonnaire. Enfin, il fallait rechercher en même temps quelle pourrait être ici la valeur des généralisations qu'on avait déjà trouvées dans plusieurs cas inacceptables.

REMARQUES PRÉLIMINAIRES

Dans l'état actuel des choses, le présent travail ne devait pas comprendre seulement l'étude de l'embryon à partir de la fécondation ; il fallait absolument remonter plus haut, surtout en présence des anomalies annoncées par M. Hegelmaier. J'ai donc recherché l'origine du sac embryonnaire et j'en ai suivi les formations internes dans l'ensemble des Légumineuses. Pour me faire une opinion bien arrêtée sur ce point, non seulement j'ai vérifié les observations les plus importantes publiées dans ces derniers temps à l'égard d'autres familles, y compris celles de MM. Treub et Mellink ; je les ai encore étendues à un certain nombre de Dicotylédones, dont je dirai quelques mots dans les conclusions de ce travail. Et s'il n'est question pour le moment que d'une seule classe de cet embranchement, son étude n'en présentera pas moins une base plus solide tirée de cet examen comparé. Nous y rencontrerons d'ailleurs des variations assez nombreuses pour embrasser la plus grande partie de celles qui nous sont offertes par les Dialypétales.

Mais je n'ai pas cru devoir faire de cette question un chapitre séparé. Je l'exposerai en premier lieu dans l'examen des différents groupes ; de cette façon, la succession normale des phénomènes qui précèdent, accompagnent et suivent la fécondation n'aura pas été interrompue.

Le plan de cette étude est par conséquent très simple. Les trois sous-familles dont se compose la classe des Légumineuses seront successivement examinées, en groupant les tribus et les

genres suivant leurs caractères embryogéniques. Tantôt les caractères de cet ordre concorderont d'une façon remarquable avec les groupements établis par les auteurs, tantôt nous les verrons soumis, dans les limites d'un même groupe, à des variations qui ne seront pas sans rapport avec les variations mêmes de la classification.

J'ai pensé aussi qu'il était nécessaire, aujourd'hui que les phénomènes de la division des noyaux et des cellules sont connus dans leur essence, d'accorder une attention spéciale à la marche suivant laquelle ils s'accomplissent et aux modifications qu'ils sont susceptibles d'offrir. La formation de l'albumen présentait à cet égard un intérêt particulier.

Est-il besoin d'ajouter qu'on ne saurait se passer, dans les recherches embryogéniques, des procédés empruntés pour la plupart à l'histologie animale et qui ont fourni de si beaux résultats dans ces dernières années ? J'en ai fait grand usage et je les indiquerai à l'occasion.

Quelques remarques sont nécessaires au sujet des expressions employées par M. Warming dans ses recherches sur le sac embryonnaire.

Des deux cellules superposées nées par division horizontale de la cellule axile sous-épidermique qu'il appelle « cellule privilégiée », l'inférieure a pris le nom de « cellule mère primordiale du sac embryonnaire ». C'est, comme on l'a vu, dans son intérieur que se forment des cellules filles qu'il nomme nécessairement, dans sa théorie, « cellules mères spéciales » ou simplement « cellules mères ». Ces expressions prêtent à une confusion presque inévitable et dont l'auteur lui-même n'a pas toujours su se garder.

Pour d'autres, la cellule mère primordiale de M. Warming est simplement la « cellule mère du sac embryonnaire », laquelle, ou bien reste indivise et se développe directement en sac embryonnaire, ou bien se divise en un nombre variable de cellules, dont l'inférieure seule s'agrandit en sac embryonnaire.

Cette dernière dénomination, appliquée à la seconde cellule

formée à la suite du premier partage de la cellule axile sous-épidermique, trouve en partie sa raison d'être dans la forme et l'aspect qu'elle présente en général dès son apparition : elle se montre, en effet, généralement ovoïde, plus volumineuse ; son protoplasma est plus abondant et souvent même son noyau déjà plus gros. Mais puisque, d'une part, dans la majorité des cas, elle ne donne pas directement le sac embryonnaire ; puisque, d'autre part, l'assimilation des cellules qui se forment dans son intérieur aux cellules mères spéciales de l'anthère n'est rien moins que prouvée, et que les recherches de MM. Treub et Mellink tendent à montrer que toutes les cellules de la file axile peuvent s'équivaloir dans la genèse du sac embryonnaire, il serait préférable, à mon avis, pour ne rien préjuger, de ne pas lui donner dès ce moment le nom de cellule mère, et de réserver cette expression pour celle-là seulement, parmi les cellules filles, qui donne plus tard le sac embryonnaire. Ce n'est, il est vrai, que lorsqu'on connaîtra d'une façon certaine la signification réelle des partitions dont elle est le siège qu'on pourra réformer définitivement cette petite nomenclature.

Je ne vois toutefois dès ce moment aucun inconvénient, pour la clarté des descriptions, à appeler *cellule apicale* la pr mière des deux cellules nées par division horizontale de la cellule axile sous-épidermique, qui touche à l'épiderme du nucelle ; *cellule subapicale* la seconde (cellule mère primordiale de Warming), et simplement *cellule mère* celle des cellules, nées dans celle-ci, qui refoule ses congénères et se développe seule en sac embryonnaire.

Dans les descriptions concernant l'embryon pourvu ou non d'un suspenseur, je le supposerai toujours dans la position qu'il occupe dans le sac embryonnaire, renversé par conséquent ; j'appellerai donc supérieures les parties les plus proches du micropyle, et inférieures celles qui regardent le centre du sac et pour lesquelles aussi l'expression d'antérieures ne prêterait pas non plus à confusion. Cette orientation, anormale si l'on considère l'embryon isolément, est rendue

nécessaire par l'étude du sac embryonnaire qui précède et dans lequel il va prendre naissance.

Dans les recherches que j'avais à faire, la préparation des coupes présentait une difficulté sérieuse. Il fallait cependant, pour établir la succession des différentes phases du développement, pouvoir en obtenir facilement un grand nombre, lorsque les ovules ne se prêtent plus à un examen direct par transparence ; ce qui est d'autant moins facile qu'ils sont souvent fort petits ou insérés dans l'ovaire de telle façon que les coupes longitudinales ou transversales de cet organe ne donnent aucun résultat. J'ai eu recours à divers moyens, parmi lesquels je signale ici la fixation dans le collodion. Grâce à ce liquide, qu'on peut avoir à divers degrés de fluidité et d'élasticité, on dispose et on oriente à volonté ovaires et ovules, auxquels il adhère d'autant mieux qu'ils ont été auparavant pénétrés par l'alcool employé préalablement comme agent fixateur du protoplasma cellulaire.

Première sous-famille. — MIMOSÉES.

Les Mimosées qui ont été l'objet de mes recherches, tant au point de vue de l'origine du sac embryonnaire que du développement de l'embryon, sont représentées par une trentaine d'espèces appartenant aux genres *Acacia*, *Mimosa* et *Schrankia*.

Les faibles dimensions des ovules et la délicatesse de leurs tissus exigent une étude assez minutieuse. Au début, le nucelle encore dépourvu de téguments peut être examiné par transparence; plus tard, les coupes deviennent nécessaires (1).

Lorsque le mamelon nucellaire s'est allongé et qu'aucune

(1) Pour examiner les ovules, soit par transparence, soit à l'aide des coupes, et n'apporter aucun trouble dans le contenu protoplasmique, on s'est généralement servi d'eau sucrée. Ce moyen donne assez souvent de bons résultats, mais il est insuffisant dans un grand nombre de cas. J'ai eu recours fréquemment à l'emploi de l'eau légèrement alcoolisée et glycérinée, qu'on peut colorer à volonté avec le carmin.

division latérale de l'épiderme n'indique encore l'apparition du tégument interne, la cellule axile sous-épidermique, qui occupe le sommet (pl. I, fig. 1), se partage par une cloison horizontale (fig. 2). En même temps, les cellules voisines sous-épidermiques se divisent aussi parallèlement à l'épiderme; il en résulte cinq séries longitudinales au lieu des trois qui constituaient à l'origine le nucelle sous le revêtement épidermique.

Des deux cellules ainsi formées vers le sommet, l'apicale donnera naissance au tissu de la calotte, dont la présence est générale, mais l'épaisseur variable; la subapicale deviendra d'abord plus grande et sera pourvue d'un protoplasma plus abondant, avant d'offrir des segmentations internes. A partir de ce moment, chacune de ces deux cellules pourra se comporter différemment suivant les espèces; mais les variations présentées par elles sont peu marquées ; il suffira, pour en donner une idée générale, de suivre l'accroissement de l'ovule chez l'*Acacia retinodes* Schlecht. par exemple, et de lui comparer quelques autres espèces, telles que l'*A. farnesiana* Willd., l'*A. salicina* Lindl., l'*A. albida* Delil., etc. (1).

Dans l'*A. retinodes*, dont le nucelle est représenté dans les figures 1-5, la cellule apicale se divise d'abord transversalement vers sa partie médiane, et dans l'une des deux nouvelles cellules se forme encore une cloison de même sens : il se fait ainsi trois cellules tabulaires superposées et semblables (fig. 4). Dans chacune d'elles en général, parfois seulement dans les deux supérieures, apparaît ensuite une cloison longitudinale médiane, située dans l'axe du nucelle : il en résulte une petite calotte formée de deux séries de trois cellules chacune.

Un dédoublement concomitant se manifeste dans les cellules de l'épiderme qui occupent le sommet du nucelle. Comme la

(1) La plupart des Mimosées que j'ai examinées m'ont été adressées de la villa Thuret, à Antibes, par M. Naudin, que je ne saurais trop remercier de son obligeance. Je dois également un certain nombre de Légumineuses à l'amabilité de M. Flahault, professeur à Montpellier, et de M. Daveau, directeur du jardin botanique à l'École polytechnique de Lisbonne.

calotte, l'épiderme dédoublé persiste non seulement jusqu'à la fécondation, mais il existe encore à une époque assez avancée du développement embryonnaire. Le nombre de ses cellules et l'épaisseur de leurs parois ne sont peut-être pas sans influence sur la marche de la fécondation qui ne s'accomplit ici qu'avec une assez grande lenteur. Nous retrouverons un semblable renforcement épidermique dans beaucoup de Légumineuses (1) et nous remarquerons qu'il est en relation avec les divisions plus ou moins nombreuses dont la cellule apicale est le siège.

Pendant que s'accomplissent ces divisions, une première cloison transversale se produit dans la cellule subapicale, un peu au-dessus du centre, et limite ainsi deux nouvelles cellules remplies de fines granulations protoplasmiques qui permettent de les distinguer facilement de leurs voisines (fig. 3). Presque aussitôt après, une seconde cloison apparaît dans la cellule inférieure (fig. 4). Les deux cloisons ainsi formées successivement se montrent plus épaisses vers le centre que sur les bords et présentent cet aspect particulier qui les a fait comparer aux parois des cellules mères spéciales de l'anthère. Les noyaux des trois cellules superposées qu'elles séparent sont situés dans la partie centrale de chaque cavité et offrent un volume un peu plus marqué que ceux du tissu nucellaire périphérique. La formation des cloisons est si rapide que l'examen d'un grand nombre d'ovules permet seule de reconnaître l'ordre dans lequel elles se produisent.

Le tissu ambiant subit des modifications qui sont en rapport avec les phénomènes dont la partie centrale est le siège. Les cellules sous-épidermiques commencent à s'allonger dans la direction de l'axe du nucelle ; l'épiderme se divise radialement

(1) Des divisions de l'épiderme du nucelle ont été observées par M. Warming, en petit nombre dans les *Aristolochia*, *Ribes*, *Sparmannia*, *Blitum*, *Skimmia*, *Saxifraga*, *Rheum*, *Anemone*, *Aponogeton*, *Centradenia* ; en plus grand nombre dans les *Geum*, *Iris*, *Agrostemma*. M. Strasbürger les a signalées dans le *Delphinium* et les Primulacées ; M. Vesque dans les *Adonis*, *Aconitum*, *Euphorbia*, *Mercurialis*, *Daphne*, *Polygala*, les Pomacées et les Amygdalées.

pour suivre l'accroissement général; mais il n'apparaît qu'un très petit nombre de cloisons tangentielles dans les assises latérales, soit parce que les ovules n'atteignent jamais que de faibles dimensions, soit surtout à cause de l'agrandissement rapide que prend le sac embryonnaire.

Cependant, c'est à peine si le tégument interne commence à se montrer sous forme de bourrelet annulaire. Dans la figure 4, on voit déjà qu'une cloison oblique apparue dans une cellule épidermique en indique l'origine. Il est à remarquer que son insertion est au-dessous de la dernière des trois cellules que nous avons vues naître dans la cellule subapicale.

On sait qu'à de rares exceptions près, le tégument interne des ovules dichlamydés apparaît avant l'externe. Cette loi très générale est applicable aux Mimosées, mais les divisions sous-épidermiques qui sont le prélude de la formation de ce dernier sont si rapides qu'on les croirait parfois nés simultanément. Le premier est d'origine épidermique, le second d'origine sous-épidermique.

Des trois cellules dont nous avons suivi la formation en dernier lieu, l'inférieure commence à prendre un accroissement prédominant, tandis que les deux cloisons qui la surmontent se courbent vers le haut et paraissent légèrement ondulées; les noyaux des deux cellules supérieures changent de position, perdent la netteté de leur contour et finalement se fondent dans la substance protoplasmique environnante (fig. 5). La cellule inférieure est donc la vraie cellule mère; les deux autres, refoulées de plus en plus, ne laissent bientôt d'autres traces de leur existence que deux croissants de protoplasma brillant et homogène se confondant plus tard et recouvrant le sac embryonnaire. Jamais l'une des cloisons séparatrices ne se résorbe pour opérer la fusion de deux cellules adjacentes; l'observation permet au contraire de suivre pas à pas le refoulement exercé par la cellule inférieure.

Pendant cette compression graduelle, le tissu de la calotte commence à manifester des signes de résorption. Il disparaît à son tour, et le sac embryonnaire arrive au contact de l'épi-

derme du nucelle tapissé intérieurement d'une couche de protoplasma d'épaisseur variable.

Tel est le processus commun à la plupart des espèces. Celui qu'on observe dans l'*A. farnesiana* offre encore, s'il est possible, une netteté plus grande.

Les segmentations de la cellule apicale sont moins nombreuses; l'épiderme se dédouble rarement. La cellule subapicale se cloisonne, comme précédemment, en direction basipète et donne aussi trois cellules superposées, mais l'inférieure s'agrandit beaucoup plus rapidement. Dans cette espèce, le nucelle prend de très bonne heure une forme ovoïde et se rétrécit à la base; les cloisons du tissu qui environne le sac embryonnaire conservent assez longtemps leur horizontalité, malgré le volume de la cavité, parce que celle-ci s'accroît d'abord grâce à un élargissement général du nucelle.

Avant que la résorption des cellules latérales et supérieures se produise, des grains amylacés apparaissent au sein du protoplasma de la cellule inférieure et tout d'abord autour de son noyau; ils deviennent bientôt si nombreux qu'ils en remplissent entièrement la cavité. Le noyau, caché par l'amidon, n'est visible qu'après une immersion prolongée de l'ovule dans un liquide colorant approprié.

Cette accumulation remarquable de substance amylacée permet de reconnaître avec la plus grande facilité la cellule mère du sac embryonnaire (fig. 7). Les cellules supérieures, comme le reste de l'ovule, n'en contiennent pas; leur protoplasma est toutefois plus riche que celui du tissu nucellaire latéral.

La cloison qui sépare la cellule mère de celle qui lui est superposée est très mince et n'offre pas la réfringence signalée dans l'exemple précédent, sans doute à cause de la distension exagérée de la cellule remplie d'amidon; elle disparaît dans un court espace de temps sous la pression exercée par le contenu de cette dernière. On pourrait croire parfois, au premier abord, que les deux cellules inférieures de la rangée axile se fusionnent en une cavité commune; mais il n'en est rien, la

compression est seulement moins nette à cause de la disparition rapide de la paroi.

Quand le sac embryonnaire est arrivé au contact de l'épiderme, l'amidon disparaît tout à coup. Deux noyaux sont visibles vers le milieu de la cavité, dans un protoplasma homogène également réparti, où se rencontrent çà et là quelques granulations très grosses. Comme la présence de l'amidon ne permet pas d'assister à leur division et que la cloison qui séparait primitivement la dernière cellule de l'avant-dernière a déjà disparu, on pourrait supposer encore qu'ils en sont les noyaux respectifs, s'il ne se rencontrait des cas où l'amidon est en assez faible quantité pour permettre de suivre le refoulement.

Est-ce à dire que dans tous les cas, sans exception, le sac embryonnaire provienne du développement de la cellule inférieure? Dans les ovules d'*A. albida* que j'ai examinés, l'avant-dernière cellule usurpe le rôle dévolu généralement à sa voisine (fig. 8-9). Je regrette de n'avoir pu, faute de matériaux, me renseigner suffisamment sur la constance du fait dans cette espèce. J'ai vu que, dès leur formation, ces deux cellules étaient égales; il est possible que tantôt l'une, tantôt l'autre s'agrandisse en sac embryonnaire. On sait d'ailleurs aujourd'hui que, dans plusieurs cas, ce rôle n'appartient pas à la cellule inférieure, qui devient alors une anticline (1).

Dans les exemples qui précèdent, la cellule subapicale donne trois cellules égales ou inégales à l'origine; il en est de même dans la plupart des Acacias. Dans quelques-uns cependant, comme l'*A. salicina*, le nombre des cellules est porté à quatre; en revanche, la cellule apicale ne se divise qu'une fois (fig. 6).

Il m'est arrivé aussi de constater que parfois, dans l'*A. exudans*, toutes les cellules qui surmontent la cellule infé-

(1) C'est le cas très intéressant de l'*Agraphis patula* découvert par MM. Treub et Mellink. Dans cette plante, la cellule sous-épidermique primitive produit deux cellules filles, dont la supérieure devient sac embryonnaire et l'inférieure représente une anticline dans laquelle se forment quatre noyaux.

rieure se divisent à un moment donné perpendiculairement en leur milieu, avant que cette dernière prenne un accroissement marqué. L'origine du sac embryonnaire apparaît donc ici avec une netteté plus grande encore que dans les cas mentionnés, puisque, seule, la cellule qui doit lui donner naissance n'est pas atteinte par ce cloisonnement.

Il est évident que ces différences dans le nombre et la direction des cloisons qui se forment dans le tissu qui surmonte la cellule mère sont le plus souvent en rapport avec le volume du nucelle et la plus ou moins grande rapidité du développement du sac embryonnaire.

On trouve parfois deux noyaux dans l'avant-dernière cellule ou même dans sa voisine d'en haut. Mais qu'on suppose que le cloisonnement longitudinal ne suive pas leur apparition, et on s'expliquera facilement, je pense, comment deux noyaux peuvent se renconter dans la même cellule, sans qu'il soit nécessaire de voir là un commencement de sporulation. J'aurai bientôt l'occasion de signaler quelques cas analogues. Le cloisonnement longitudinal dont il vient d'être question s'oppose absolument à l'assimilation des cellules qui en sont le siège aux cellules mères spéciales de l'anthère ; nous essaierons plus tard de trouver la signification de ces phénomènes.

Nous venons de suivre pas à pas la genèse du sac embryonnaire et nous l'avons vu, dès le jeune âge, trouver les éléments nécessaires à son développement dans des réserves spéciales ou dans la résorption des tissus qui l'environnent. Après le refoulement des cellules supérieures et latérales, le nucelle s'accroît surtout à la base, les téguments ont atteint le sommet.

Le noyau du sac embryonnaire se divise en deux nouveaux noyaux qui se portent aux deux extrémités ; il est rare de les trouver contre la paroi, à moins qu'une vacuole ne se soit formée dans le protoplasma. Le processus ultérieur ne s'écarte pas des faits aujourd'hui bien connus. On peut suivre facilement la marche des deux noyaux qui se détachent de leurs congénères pour se confondre insensiblement vers le milieu du

sac embryonnaire. La distance qu'ils ont à franchir est d'ailleurs très faible, en raison même du petit volume de la cavité, et, tandis qu'ils cheminent l'un vers l'autre, l'agrandissement général du nucelle éloigne peu à peu de leur voisinage les deux groupes dont ils se sont séparés. Le contact s'établit bientôt entre eux, mais leurs nucléoles respectifs restent visibles longtemps encore (fig. 10) ; ils ne se fusionnent en un seul que fort peu de temps avant la fécondation : le noyau secondaire ainsi formé reste au centre de la cavité, entouré de fines granulations protoplasmiques et relié aux deux extrémités du sac embryonnaire.

Les synergides ne se distinguent le plus souvent de l'oosphère que par leur position et leur moindre longueur ; celle-ci se place latéralement et descend au-dessous d'elles, très près du noyau secondaire (1). Souvent aussi les antipodes s'allongent en sens inverse et prennent l'aspect de grosses vésicules avec une vacuole qui en distend la paroi ; l'une d'elles est logée au fond du cæcum du sac embryonnaire, les deux autres sont à un niveau plus élevé.

Au moment de la fécondation, le tissu sous-épidermique du nucelle n'a disparu qu'au sommet, il persiste sur les côtés jusqu'à la base, vers laquelle descend sur la ligne médiane l'extrémité inférieure rétrécie du sac embryonnaire. L'anatropie de l'ovule est complète, mais l'exostome n'est pas situé sur l'axe longitudinal du nucelle, il est très rapproché du funicule. Le faisceau vasculaire de l'ovule qui traverse ce dernier pour se rendre dans l'épaisseur du tégument externe, se continue au delà de la chalaze (2), où il décrit une courbe ascendante pour remonter jusque vis-à-vis le sommet du nucelle (fig. 11).

Le développement embryonnaire chez les Mimosées, consi-

(1) J'appellerai appareil femelle les deux synergides et l'oosphère, qui occupent le sommet du sac embryonnaire.

(2) La nervation de l'ovule des Mimosées a été étudiée par M. Lemonnier (*Ann. sc. nat. Bot.*, 5e série, t. XVI, 1872).

déré dans ses caractères essentiels, présente une grande uniformité. Ceci est vrai surtout pour les Acacias, dont j'ai examiné de nombreuses espèces. Mais on rencontre dans les genres voisins, à côté d'un accroissement semblable, des particularités et même des anomalies remarquables.

Prenons d'abord comme exemple l'*A. retinodes*. La première cloison formée après la fécondation est toujours transversale et partage la cellule fécondée en deux parties sensiblement égales. Ce proembryon naissant est d'une extrême petitesse, logé au sommet rétréci du sac embryonnaire et souvent difficile à voir au milieu des noyaux endospermiques apparus en même temps par suite de la division du noyau secondaire (fig. 12).

La cellule supérieure se divise dans le sens longitudinal. En même temps, il apparaît dans l'inférieure une cloison analogue, mais formant un angle droit avec la première et située dans le plan de symétrie de l'ovule (fig. 13). Il en résulte un embryon quadricellulaire composé de deux moitiés de sphère partagées l'une et l'autre dans deux sens opposés par une cloison médiane.

Chaque cellule quadrant présente ensuite une division longitudinale médiane, donnant un globule de huit cellules. Les segmentations ne se font pas dès l'origine comme dans le *Capsella*, où, d'après Hanstein, la première division formée dans chaque quadrant est parallèle à la circonférence et isole déjà le dermatogène. Souvent même auparavant une cloison oblique e montre dans la partie supérieure (fig. 14). L'embryon s'allonge alors légèrement vers le sommet, où l'épiderme du nucelle lui forme un revêtement qui s'avance vers le haut en écartant légèrement les bords primitivement accolés du tégument interne. La figure 17 représente ce renforcement épidermique autour d'un embryon plus âgé.

Dès lors des cloisons parallèles à la circonférence isolent successivement le jeune épiderme. A partir de ce moment, la prédominance d'accroissement se manifeste en général dans la région inférieure. On peut reconnaître encore pendant

quelque temps les grandes lignes primitives de segmentation, mais elles deviennent bientôt de moins en moins distinctes. Il n'est pas rare de trouver dans l'épiderme embryonnaire des cloisons tangentielles.

La forme la plus commune à ce moment est celle d'un globule pourvu en haut d'une pointe courte et obtuse formant l'extrémité radiculaire. Il est des cas où l'allongement de l'embryon est plus prononcé, comme dans l'*A. farnesiana*, l'*A. lophantha* Willd, qui se rapprochent à cet égard des *Mimosa*.

La petitesse des cellules et l'irrégularité des cloisonnements font qu'il devient bientôt impossible de déterminer la part qui revient à chacune des deux cellules primitives dans la constitution de l'embryon. A l'origine, les deux moitiés auxquelles elles ont donné naissance paraissent soumises à un accroissement égal; parfois, cependant, on peut croire que l'inférieure a pris un développement assez marqué pour fournir à elle seule les deux tiers inférieurs de l'embryon. L'observation ne permet pas de constater d'une façon certaine si, dans la suite de l'accroissement, la cellule supérieure donne l'axe hypocotylé en tout ou en partie, ou seulement l'extrémité radiculaire. Je crois cependant qu'avant l'apparition des cotylédons la part dévolue à chacune d'elles est à peu près égale : c'est du moins ce que nous montrera bientôt l'examen de quelques embryons de *Mimosa*.

A la période voisine de la formation des mamelons cotylédonaires commence la différenciation des tissus du cylindre central et de la couche corticale (1). Déjà quelques cellules rectangulaires se montrent au sommet, sous la couche épidermique, disposées en séries rectilignes contre lesquelles s'ap-

(1) Il n'y a aucun avantage à conserver les termes *dermatogène, périblème, plérome*, créés par Hanstein pour désigner les tissus primaires. Ils ne sont pas d'une application générale : dans l'étude de la coiffe, par exemple, on a dû substituer à l'expression dermatogène celles d'*assise calyptrogene*, de *dermato-calyptrogène*. Pourquoi ne pas donner à un organe le même nom à tous les âges? D'ailleurs, à quel moment le dermatogène devient-il épiderme, le périblème écorce, le plérome cylindre central? Les anciennes dénominations d'épiderme, couche corticale et cylindre central sont préférables à tous égards.

puient les cellules plus allongées des parties centrale et corticale. Dans la figure 19, représentant un embryon d'*A. farnesiana*, on en remarque déjà quelques-unes plus volumineuses, qui sont les initiales des tissus qui convergent en ce point.

Il est à peine besoin de faire remarquer qu'un tel mode de formation et d'accroissement diffère de celui qu'on connaît chez les Dicotylédones. Il n'y a en effet, à aucun moment, chez les Mimosées, de suspenseur même rudimentaire; les deux premières cellules du proembryon concourent l'une et l'autre à la constitution de l'embryon proprement dit. L'épiderme se continue sur toute la surface; seules, les quelques cellules épidermiques de l'extrémité radiculaire ont un contour plus arrondi au début et un volume un peu plus marqué dans la suite que leurs voisines. L'embryon est revêtu au sommet par l'épiderme du nucelle à cellules jaunies et à parois épaisses.

Au moment où les deux cotylédons se dessinent de chaque côté du plan de symétrie, la différenciation des tissus internes de l'axe s'accentue, sauf à l'extrémité du cylindre central où nous avons vu les assises cellulaires disposées en séries longitudinales lui former un tissu commun avec la couche corticale. Si l'on pratique alors à différentes hauteurs des coupes transversales dans la partie radiculaire, on trouve au centre des cellules polygonales plus grandes que leurs voisines, formant un groupe arrondi et disposées en une sorte de colonne qui s'étend du sommet du cylindre central jusque vers l'extrémité supérieure de l'embryon (fig. 24). C'est le tissu générateur commun aux différents histogènes qui convergent en ce point et que nous allons voir concourir à la production d'un organe spécial, la coiffe, dont l'étude a fourni le sujet de nombreuses observations dans les Légumineuses.

Les auteurs n'ont recherché l'origine de cet organe que dans l'embryon parvenu à son développement complet. L'ensemble de leurs observations a fait voir qu'il existe une grande confusion des tissus à l'extrémité radiculaire, et on sait que M. de Janckzewski avait établi pour cette raison un type spé-

cial, représenté par les Légumineuses (1). On put croire cependant que cette confusion était due à un développement anormal, en quelque sorte accidentel du point végétatif, jusqu'au jour où M. Flahault eut le mérite de démontrer qu'elle était loin de former une exception chez les Dicotylédones et de faire rentrer ces plantes dans un type commun aux représentants de ce vaste embranchement. Dans l'impossibilité de les comprendre dans la loi considérée comme générale, d'après laquelle au dermatogène seul est dévolue la production de la coiffe, M. Holle pensait qu'avant la maturité cet organe devait offrir un autre mode de développement (2).

Cette question ne pouvait être résolue complètement que par l'embryogénie; car c'est seulement en combinant cette méthode avec l'étude anatomique et organogénique appliquée à la graine mûre qu'il est possible d'arriver à la connaissance complète de l'histogénie des racines et de la valeur morphologique de leurs tissus primaires. Mais on conçoit sans peine qu'un tel genre de recherches ne puisse être exécuté d'une façon quelque peu générale. Dans le cas des Légumineuses, son intérêt eût été néanmoins d'autant plus grand, que c'est là surtout qu'on rencontrait les faits considérés par M. Holle comme des anomalies, et pour lesquels il réclamait l'examen embryogénique.

Or, voici ce que donne cet examen dès le plus jeune âge de l'embryon. On prévoit déjà que nous n'aurons pas à tenir compte des relations de l'embryon avec le suspenseur, puisque cet organe n'existe pas.

En pratiquant des coupes axiales sur l'embryon de l'*A. farnesiana* au moment où les cotylédons atteignent à peine la moitié de la longueur de l'axe, on trouve l'écorce formée de six à huit assises de cellules qui se continuent régulièrement jusqu'au sommet radiculaire en diminuant progressivement de volume (fig. 28). Le péricambium se distingue déjà très

(1) *Recherches sur l'accroissement terminal des racines dans les Phanérogames* (*Ann. sc. nat.*, 5e série, t. XX).

(2) *Bot. Zeit.*, 1876, n. 16-17 et 1877, n. 34.

nettement sur les côtés du cylindre central, sans se continuer au sommet; le centre du cylindre est formé de cellules assez grandes et allongées; au sommet se voient les initiales communes.

Non loin de l'extrémité radiculaire, une des cellules de l'épiderme se divise tangentiellement pour donner, du côté interne, une assise qui s'appuie, d'une part, contre la cellule épidermique adja ente à celle qui s'est dédoublée, et d'autre part, vient se confondre avec le tissu central de la colonne; l'autre assise continue l'épiderme de la tigelle, car le point où s'est montrée cette première division tangentielle peut être considéré, dans l'embryon, comme établissant la limite entre l'épiderme de la tigelle et celui de la radicule qui la continue. L'assise externe revêtira les caractères de l'épiderme de la tigelle presque aussitôt après; l'assise interne se dédoublera à plusieurs reprises pour former les assises de la coiffe. Mais bientôt les couches corticales externes contribuent elles-mêmes à la production de cet organe, dont la partie centrale est fournie par l'assise génératrice transverse; la confusion des tissus commence déjà lorsque l'embryon atteint à peine 2 millimètres en longueur. L'épiderme de la tigelle ne peut être suivi sous la coiffe, dont les premières assises seulement sont dues à des dédoublements épidermiques (fig. 22).

Les premières assises de la coiffe n'apparaissent pas toujours d'aussi bonne heure que dans cet exemple. Les variations qu'on observe à cet égard sont en rapport avec la forme et la structure de l'axe embryonnaire.

Tandis que dans l'*A. farnesiana* le diamètre de cet axe est sensiblement le même dans toute sa longueur, dans la plupart des autres espèces il reste plus court et se renfle en son milieu; c'est ce qu'on remarque dans les *A. decurrens* Willd., *A. retinodes*, *A. melanoxylon* R. Br., *A. brachybotria* Benth., A. *exudans* Lindl., etc. Dans ces espèces, les cotylédons deviennent auriculés à la base et forment un étui qui s'avance avant la maturité jusqu'à l'extrémité de la radicule dont la pointe restera seule à découvert (fig. 23). La coupe de ces embryons

montre que le renflement qui s'est produit dans la partie médiane de l'axe est dû aux dimensions plus considérables des cellules de la couche corticale en ce point. Lorsque l'embryon atteint une longueur totale de 1/2 millimètre, on compte une dizaine d'assises très régulières dont les éléments deviennent de plus en plus étroits en se rapprochant du sommet sur lequel elles semblent se continuer sans dédoublement (fig. 24). Non loin de là, une cellule épidermique présente une division tangentielle qui marque l'origine de la coiffe. Mais l'accroissement ultérieur de cet organe est beaucoup plus tardif que dans le cas précédent; les assises corticales externes contribuent aussi à sa formation.

Une structure semblable se retrouve dans l'*A. lophantha*, que je mentionne ici parce qu'il a été examiné à la maturité d'abord par M. Holle, puis par M. Flahault (1), qui a reconnu que la production de la coiffe était due principalement aux dédoublements de l'assise sous-épidermique et des couches immédiatement sous-jacentes. Cette observation est très exacte et ces caractères s'observent déjà à l'époque où l'embryon n'a pas encore atteint le tiers de son volume définitif. A la maturité, l'épiderme de la tigelle semble se continuer à la surface de la coiffe, il ne prend point part à sa formation ; mais à une époque antérieure, le jeune épiderme se dédouble aussi tangentiellement en un point voisin du sommet et forme la première assise de la coiffe. A partir de ce moment, l'assise externe ainsi isolée revêt l'aspect d'un épiderme continuant celui de la tigelle, et c'est l'assise sous-jacente qui se dédouble ensuite; beaucoup plus tard, les couches corticales externes contribuent également vers le sommet à la production de la coiffe.

Ainsi, quel que soit son mode de développement à la maturité, cet organe provient toujours, dans l'embryon, d'un dédoublement épidermique suivi du dédoublement des assises sous-jacentes.

(1) *Accroissement de la racine*, p. 151, fig. 41.

Les caractères généraux du développement de l'embryon des Acacias se retrouvent dans le genre *Mimosa*. Toutefois, les cellules du proembryon ont un volume plus marqué que dans les précédents, et, dans le cours de l'accroissement, les segmentations sont souvent moins régulières. On rencontre également dans plusieurs espèces des particularités remarquables liées à l'existence d'une polyembryonie fréquente, sur laquelle il importe de donner quelques détails.

J'ai fait remarquer plus haut, à propos de la difficulté qu'on rencontre à déterminer la part qui revient dans la constitution de l'embryon à chacune des deux cellules primitives du proembryon, que l'étude des *Mimosa* donnait de meilleurs résultats que celle de la plupart des Acacias. En effet, les deux moitiés du corps embryonnaire globuleux qui en proviennent se distinguent plus longtemps et plus facilement l'une de l'autre, en raison du volume plus grand des cellules de la partie inférieure (fig. 32). Quant à la différenciation des tissus, elle est la même que dans les Acacias, lorsqu'on a affaire à des embryons normaux.

Il en est tout autrement dans quelques espèces, telles que le *M. Denhartii* Thur., qui m'a présenté de nombreux cas de polyembryonie, le *Schrankia uncinata*, qui offre les mêmes caractères.

La première de ces deux espèces est intéressante en ce que sa polyembryonie a une origine qui n'a encore été signalée jusqu'à ce jour dans aucune plante.

La présence de plusieurs embryons dans quelques Angiospermes et Monocotylédones est depuis longtemps connue. On cite notamment, à ce sujet, le *Funkia ovata*, le *Nothoscordum fragrans*, l'*Evonymus latifolius*, le *Citrus aurantium*, etc... M. Treub a rencontré un cas de deux embryons dans les Orchidées (1). Mais l'étude attentive de la polyembryonie et de ses origines ne date que de ces dernières années.

On conçoit qu'on ait cherché la raison d'être de ce phéno-

(1) *Embryogénie de quelques Orchidées*, p. 12.

mène dans l'examen du sac embryonnaire aux approches et au moment de la fécondation. On a vu ainsi que parfois, comme dans le *Cypripedium Calceolus*, le *Gymnadenia conopsea*, l'oosphère, unique à l'état normal, se dédouble parfois accidentellement avant la fécondation ; mais ce n'est là qu'une exception assez rare. Dans les autres cas, au contraire, il n'y a qu'une seule oosphère, et les embryons surnuméraires, ou soi-disant tels, ne sont que des proliférations du tissu nucellaire, formées indépendamment de l'acte de la fécondation.

C'est à M. Strasburger qu'on doit d'avoir enfin fait la lumière sur ce sujet, très important par ses conséquences, et mis un terme aux longues discussions dont le *Cœlebogyne* avait de nouveau fourni le sujet dans ces dernières années (1). Dans cette plante, le sac embryonnaire ne contient qu'une oosphère qui n'est pas fécondée et qui ne tarde pas à se résorber. Alors on remarque au sommet du nucelle certaines cellules en train de se diviser et de se multiplier plus rapidement que leurs voisines, en produisant des protubérances qui font saillie dans le sac embryonnaire dont elles refoulent et percent même la paroi. Le plus souvent, une seule de ces protubérances arrive à l'état d'embryon parfait; mais parfois aussi plusieurs continuent leur développement, et la graine devient polyembryonée.

M. Strasburger compare ces proliférations du nucelle à celles du prothalle du *Pteris cretica* et aux bulbilles qui prennent souvent naissance sur les feuilles de *Begonia :* ce sont par conséquent des bourgeonnements, des productions adventives.

Ces embryons ne peuvent pas toujours être distingués de celui qui naît de la fécondation de l'oosphère elle-même, dans les cas où celle-ci existe. Cependant leur structure est souvent différente, comme l'avait reconnu et figuré Hanstein dans le *Cœlebogyne*, après en avoir démontré la parthénogénèse (2).

Le *Mimosa Denhartii* Thur. va nous offrir un cas particulier

(1) Strasburger, *Ueber polyembryonie*, in *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften*, XII, 1878.

(2) J. Hanstein, *Botanische Abhandlung. herausg. von J. Hanstein*, t. III, 3 livr., Bonn, 1877.

de ce phénomène, et, sans doute aussi, pour les raisons que je ferai connaître plus loin, les embryons du *Schrankia uncinata* Willd. ont la même origine que ceux de cette plante. Il est d'ailleurs probable que des faits analogues pourront se rencontrer dans les espèces voisines.

En examinant le sac embryonnaire de cette espèce, je n'y avais remarqué aucune anomalie apparente (1). Les deux cellules pyriformes représentant les synergides occupaient leur place habituelle ; à côté, s'en trouvait une troisième descendant un peu plus bas, qui devait à sa position plutôt qu'à l'aspect de son contenu d'être considérée comme l'oosphère. Ces trois cellules accolées atteignaient parfois une longueur assez marquée, sans toutefois dépasser les proportions qu'on observe souvent dans plusieurs Acacias, tels que l'*A. farnesiana*.

Au moment de la fécondation, l'épiderme persiste au sommet du nucelle ; ses cellules sont même dédoublées comme dans les Acacias. Le sac embryonnaire s'appuie immédiatement contre lui, sur la ligne médiane ; il n'en est séparé que par une couche de protoplasma dû à la résorption des cellules sous-épidermiques ; mais, sur les côtés, le tissu du nucelle est encore assez épais. Tout l'espace libre du sac embryonnaire au sommet est occupé par les synergides et l'oosphère.

Chez quelques Acacias, j'avais trouvé des exemples de deux sacs embryonnaires collatéraux, prenant un développement égal jusqu'à une certaine période, toujours antérieure à la formation de l'appareil femelle ; à partir de ce moment, l'un d'eux était comprimé et disparaissait au profit de son congénère. Une seule fois, il m'est arrivé de rencontrer, dans un sac embryonnaire unique, six noyaux dans la partie supérieure et quatre vers le bas. Mais ce n'était là assurément qu'un cas tout à fait accidentel. Le *M. Denhartii* ne m'offrait rien de semblable.

(1) Je n'ai pu examiner que des embryons déjà très développés ; la moitié, au moins, de ceux qui ont passé sous mes yeux, présentaient une structure anormale.

Cependant, après la fécondation, les ovules présentaient tantôt un, tantôt deux et plus souvent trois embryons situés soit au même niveau soit à des niveaux différents. Dans le premier cas, l'embryon paraissait occuper sa position normale et se développer comme celui du *M. pudica* L. ou du *M. acanthocarpa* Willd., qui est toujours unique; dans le second cas, les embryons différaient généralement par la forme et le volume, la position et l'orientation; une irrégularité assez prononcée se manifestait dès l'origine dans la marche des segmentations internes.

La figure 26 représente trois vésicules au sommet du sac embryonnaire avec un noyau dans l'antérieure et dans la médiane; le troisième noyau était invisible, même en faisant varier la mise au point. Il n'y a pas encore d'embryon formé, et cependant le noyau secondaire du sac embryonnaire s'est déjà divisé et a donné naissance à huit noyaux dont quatre sont figurés sur la paroi. L'épiderme du nucelle est gélifié au sommet. Il est évident que la fécondation vient d'avoir lieu, et que l'une des synergides n'est pas entrée en voie de résorption comme dans le cas ordinaire; sans cela, on ne s'expliquerait pas la division du noyau secondaire du sac embryonnaire.

La figure 27 offre un embryon de six cellules, au-dessus duquel est un espace clair et comme vacuolaire dû à la résorption de l'une des synergides dont le contour peut encore être reconnu. Le sac embryonnaire se continue jusqu'au sommet; le tissu de l'albumen a déjà succédé au premier état représenté par les noyaux libres; l'embryon semble dû au développement de l'œuf.

Mais, si nous passons à la figure 28, nous voyons, dans un sac moins avancé en âge, puisque aucune ligne de séparation ne s'est encore formée entre les noyaux, deux embryons accolés au sommet sur deux plans différents. Un fait important à noter, c'est qu'ils sont recouverts l'un et l'autre par la paroi du sac embryonnaire : ils ont dû par conséquent naître à son intérieur.

Un autre aspect est offert par la figure 29, où l'inégalité de développement des embryons est plus marquée que dans le cas

précédent. La paroi du sac se confond vers le haut avec la couche réfringente, qui résulte de la destruction de l'épiderme. Un espace plus clair occupe le sommet, et, sur le côté gauche, le tissu de l'albumen s'est formé jusqu'à lui : il est probable qu'il résulte de la disparition de l'une des synergides. Il y a également deux embryons accolés, dont il n'est guère possible de préciser l'origine; aucun caractère extérieur ne permet de rapporter l'un plutôt que l'autre à l'œuf développé.

Mais la figure 30 est beaucoup plus instructive et va nous permettre de résoudre la question de l'origine de ces formations.

Si l'on en juge par l'état de l'albumen, dont les noyaux sont volumineux et les cellules encore peu nombreuses, elle représente un état un peu moins avancé que la précédente. L'épiderme n'est pas encore entièrement gélifié vers le haut, la paroi du sac embryonnaire peut être suivie au sommet. A gauche est une cellule pyriforme à paroi épaisse et à noyau central; une vacuole en occupe la partie inférieure renflée, tandis que de fines granulations protoplasmiques se montrent dans la partie supérieure, principalement autour du noyau. Cette cellule fait corps avec un embryon ovoïde, qui occupe la ligne médiane et surmonte un second embryon, dont une partie seulement est visible dans la figure et dont l'extrémité supérieure n'atteint pas tout à fait le même niveau que le précédent.

Cette soudure de la cellule de gauche est absolument démonstrative : par sa position comme par sa forme, cette cellule se montre comme l'une des synergides encore douée de vitalité, puisqu'elle a conservé son noyau et son protoplasma; elle paraît même plutôt destinée à se segmenter qu'à se résorber. L'embryon, dont elle fait pour ainsi dire partie, provient très probablement des segmentations de sa congénère, tandis que l'œuf aurait donné l'embryon situé au second plan, à un niveau un peu moins élevé que le premier. Il se pourrait à la rigueur que celui-ci tirât son origine de l'œuf, au lieu de provenir d'une synergide; mais le fait important n'en est pas

moins évident : le développement de l'une des synergides en embryon surnuméraire.

Dans la figure 31, ce n'est plus seulement une seule synergide, mais les deux synergides qui ont, avec l'œuf, donné naissance à trois embryons. On en voit deux en superposition sur la ligne médiane au sommet; ils sont à peu près également développés. Le troisième, aussi gros, mais composé d'un nombre moindre de cellules, est situé plus bas sur la droite. Celui qui est au second plan, vers le sommet, ne laisse apercevoir que ses deux cellules inférieures; celui qui le recouvre a une orientation indéterminable. La structure comparée de ces embryons ne permet pas de rapporter, d'une façon absolument certaine, tel ou tel d'entre eux à l'œuf ou aux synergides. Cependant tout semble indiquer que les deux premiers proviennent de ces dernières cellules et que le troisième est le résultat du développement de l'œuf.

On conçoit qu'en présence des résultats bien établis par M. Strasburger dans ces derniers temps, il dût venir tout d'abord à l'esprit que cette polyembryonie, quoique limitée à la présence de trois embryons au plus, pourrait bien être le résultat d'une prolifération d'une ou de plusieurs des cellules du nucelle, d'autant plus que l'analogie de structure de ces formations avec les embryons adventifs est assez grande.

Mais, dans cette hypothèse, il eût été d'abord assez étonnant que l'examen d'un grand nombre d'ovules fécondés ne révélât jamais la présence d'un nombre d'embryons supérieur à trois. Je les voyais toujours très rapprochés du sommet et étroitement accolés dans la plupart des cas; de plus, à l'origine, et j'ai insisté sur ce point, la paroi du sac embryonnaire les recouvre au sommet, tandis que les embryons adventifs naissent en dehors et ne la percent qu'après un certain temps. On ne saurait d'ailleurs prendre pour une cellule sous-épidermique du nucelle la cellule de gauche de la figure 30, qui est unie à l'embryon médian; la disposition des cellules latérales sous-épidermiques en dehors du sac embryonnaire montre qu'elle n'a rien de commun avec elles.

Il faut donc en conclure que les synergides peuvent être parfois déviées de leur fonction normale et participer de la nature spéciale de l'oosphère en devenant susceptibles d'être fécondées; ce qui doit paraître assurément moins extraordinaire que la prolifération des cellules du nucelle.

Si on suit le sort des embryons ainsi formés, on voit qu'ils prennent d'abord dans le jeune âge un développement à peu près égal (fig. 34). Tantôt leur indépendance est complète, malgré leur rapprochement au sommet du sac embryonnaire; tantôt une adhérence plus ou moins étroite s'établit entre eux dès la naissance et apparaît à la fois comme la conséquence et la preuve même de leur origine. On s'explique ainsi les variations de forme et de structure qu'ils présentent la plupart du temps à une période plus avancée (fig. 33, montrant un embryon isolé).

L'inégalité d'accroissement s'accentue de plus en plus jusqu'à ce que l'un d'eux l'emporte définitivement sur les autres. Je n'ai vu qu'un embryon dans les graines que j'ai examinées vers la maturité.

J'ai représenté, figure 35, une coupe axiale d'un embryon unique dès l'origine et pouvant être considéré comme un des plus normaux. Il suffit de le comparer à l'embryon d'un Acacia pour voir que la marche des différenciations internes est moins régulière. Les initiales du cylindre central sont plus profondément situées, la couche génératrice transverse n'est pas distincte; les cotylédons, qui n'ont pas été dessinés, offraient une inégalité très prononcée.

Qu'on s'adresse maintenant à un genre voisin et qu'on observe des embryons de *Schrankia uncinata* à une époque voisine de la maturité ou dans la graine complètement mûre (1), et on sera frappé de la forme singulière qu'ils présentent.

(1) Je n'ai eu à ma disposition qu'un assez petit nombre de fleurs, reçues du jardin botanique de Lisbonne. Mais ce qui va suivre montrera qu'il n'y a pas lieu de croire à une anomalie dans la constitution de l'appareil femelle au sommet du sac embryonnaire.

Vers l'extrémité de l'axe hypocotylé se montre un appendice de conformation variable. Arrondi dans sa partie supérieure (l'embryon étant supposé renversé, comme dans les descriptions qui précèdent), il dépasse l'extrémité de la coiffe; dans sa partie inférieure, il se divise en plusieurs lobes inégaux autour de l'embryon et descend jusqu'à une distance variable des cotylédons (fig. 36 et 37). Son extrémité supérieure obture le canal micropylaire qui traverse le tégument séminal, de sorte que la radicule de l'embryon est rejetée latéralement et déviée de sa position normale.

Si l'on pratique des coupes longitudinales intéressant à la fois l'axe hypocotylé et la région la plus épaisse de cet appendice, on remarque que celui-ci s'insère sur la coiffe, non loin de son extrémité. Là, les cellules se continuent sans interruption et revêtent insensiblement une forme différente au fur et à mesure qu'on s'éloigne du point d'adhérence. La coupe transversale de l'appendice montre un tissu sans différenciations internes, mais dont les cellules prennent une disposition radiale.

Les anomalies ne s'arrêtent pas là dans le *Schrankia*. Plusieurs embryons formés d'un axe normalement constitué et pourvus ou non d'un appendice de cette nature présentent trois ou quatre cotylédons foliacés d'égale longueur, repliés longitudinalement d'une façon variable et parfois enchevêtrés. Dans le premier cas, les cotylédons occupent les angles d'un triangle équilatéral; l'un d'eux peut s'insérer à un niveau différent; dans le second cas, leur opposition à deux niveaux différents est assez constante. Entre eux se voient les lobes des premières feuilles composées.

Au lieu d'un seul axe embryonnaire, on en trouve parfois deux de dimensions égales, soudés sur la plus grande partie de leur longueur, se séparant au contraire vers le sommet, au point où la coiffe s'appuie latéralement sur la couche corticale. L'un des deux axes occupe la position normale dans la graine, c'est-à-dire que sa pointe radiculaire correspond exactement au micropyle, à moins toutefois que l'existence de l'appendice signalé ne vienne ici encore le rejeter latéralement; l'autre

appuie sa radicule sur le côté, contre l'enveloppe séminale. La soudure se fait par les couches corticales jusque vers le point d'insertion des cotylédons, où le cylindre central de l'un des axes se confond avec celui de l'autre; la coalescence des tissus est devenue complète.

L'adhérence des deux axes embryonnaires peut se faire encore d'une façon plus singulière. On rencontre quelques cas où ils sont entièrement distincts à partir du sommet, mais l'un d'eux se termine en bas par deux ou trois lobes fort étroits et souvent parfaitement ronds, qui pénètrent dans les tissus de l'autre axe au voisinage des cotylédons nés de la façon ordinaire, au nombre de deux, sur ce dernier (fig. 38).

Il y a donc également, chez le *Schrankia*, une polyembryonie analogue à celle de l'espèce précédente. L'appendice est un embryon avorté; il persiste jusqu'à la maturité et se change en une réserve alimentaire (1).

Quant à son origine précise, le manque de matériaux ne m'a pas permis de la saisir; il est à croire qu'elle ne diffère pas de celle qui a été indiquée pour le *Mimosa Denhartii* (2).

J'ajouterai quelques mots sur la coiffe, qui possède un mode de développement différent de celui des Acacias. L'épiderme de la tigelle se continue sous la coiffe dont il fournit les assises par dédoublements successifs. A ce point de vue, le *Schrankia* est entièrement semblable au *Pisum*, décrit par les auteurs, et s'éloigne considérablement du type général des Mimosées. Quelque temps avant que l'embryon ait atteint son accroissement définitif, on voit cependant quelques assises corticales externes se dédoubler vers le sommet. Les assises de la coiffe sont bien différentes de celles de l'écorce, les rapports des tissus beaucoup plus nets. Le *M. Denhartii* présente la même structure et la même différenciation interne.

(1) En soumettant à la germination les embryons pourvus de ce tissu appendiculaire, on voit celui-ci sortir avec la radicule, grossir pendant quelque temps après la rupture du tégument séminal, perdre peu à peu son amidon au profit de l'embryon et finalement se dessécher et tomber.

(2) La position de l'appendice vers l'extrémité supérieure de l'axe, qu'il dépasse, fait supposer qu'il provient de l'une des synergides.

Le tissu de l'albumen se forme, comme nous l'avons vu, de très bonne heure au sommet du sac embryonnaire. Les premiers noyaux libres, d'abord rapprochés deux à deux sur la paroi, s'écartent et se multiplient sur tous les points y compris le cul-de-sac chalazien où souvent on les trouve en si grand nombre qu'ils sont presque en contact les uns avec les autres. Ils atteignent parfois là un volume considérable.

C'est au sommet que se montrent les premières cloisons limitrophes dans le plasma pariétal. La division cellulaire succède bientôt à la division nucléaire. L'albumen progresse vers la partie inférieure du sac où un certain nombre de noyaux s'hypertrophient et ne s'entourent jamais de parois cellulaires.

Le phénomène de la division est surtout intéressant à suivre dans la partie médiane. Les cellules y sont constamment plus grandes; le noyau excentrique ne touche que rarement la paroi, bien que le protoplasma soit insuffisant à les remplir; il est transparent et pourvu d'un petit nucléole. Lors de la formation du fuseau et de la plaque nucléaire, les fils sont d'une grande ténuité; plus tard, la plaque cellulaire s'élargit déjà d'une façon notable avant de toucher à la paroi la plus rapprochée. Même après le contact avec les deux parois opposées, la cellulose ne m'a pas paru s'y montrer de suite, tandis que dans d'autres cas j'ai pu la déceler dans la plaque cellulaire avant même le contact avec les parois opposées de la cellule (1).

L'albumen des Mimosées, qu'il persiste ou non dans la

(1) J'ai reconnu que l'emploi de la cyanine est très avantageux dans ce genre de recherches, où les réactifs ordinaires de la cellulose ne donnent dans la plupart des cas que des résultats négatifs. Mais comme cette matière colore aussi bien le protoplasma de la cellule et le noyau que la paroi, quand on l'applique directement, il est nécessaire de faire agir d'abord le carmin boraté, ou le picrocarminate, et de le fixer ensuite par l'acide acétique étendu, avant d'ajouter la cyanine (solution à environ 0,005 pour 100 d'eau). Par ce procédé, la teinte bleu clair du réactif s'accentue au contact de l'acide et la membrane cellulosique seule se colore en peu de temps.

La cyanine a été appliquée par M. Certes à la coloration des Infusoires et des éléments anatomiques pendant la vie (*Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, t. XCII, 1881, p. 424).

graine mûre, est toujours formé de cellules à parois très minces, avant que l'embryon ait atteint ses dimensions définitives; lorsqu'il persiste en plus ou moins grande quantité, l'épaississement des cellules ne commence qu'à ce moment. D'ailleurs, la plupart des Acacias n'en présentent plus trace à la maturité, et même chez ceux qu'on a signalés comme pourvus d'un albumen persistant (1), il ne peut parfois être considéré comme un caractère spécifique.

Les noyaux qui s'hypertrophient au fond du sac embryonnaire offrent un gros nucléole qui devient d'abord irrégulier, souvent s'allonge et s'étrangle en deux parties inégales, en même temps que la masse protoplasmique qui l'entoure tend elle-même à se séparer en deux parties; mais la séparation est rarement complète. Parfois aussi deux noyaux séparés s'accolent l'un à l'autre en conservant leurs nucléoles distincts. Ils disparaissent tous quand le tissu de l'albumen vient les comprimer et remplir entièrement la cavité. Le tissu du nucelle, qui enveloppe le sac embryonnaire dans la plus grande partie de sa longueur, ne se résorbe que lentement, au fur et à mesure que l'embryon s'avance vers la chalaze; sa disparition n'est complète qu'à la maturité et accompagne la disparition de l'albumen lui-même.

En résumé, malgré les particularités sur lesquelles j'ai cru devoir insister d'une façon plus spéciale, les Mimosées forment un groupe très homogène, caractérisé par la forme et la structure des ovules et de leurs parties constitutives, l'absence de suspenseur embryonnaire, l'origine et la différenciation des tissus de l'embryon dont les rapports peuvent varier à une certaine période, mais présentent néanmoins dans le jeune âge une assez grande uniformité.

Deuxième sous-famille. — CÆSALPINIÉES

Les ovules des Cæsalpiniées possèdent la structure générale de ceux des Mimosées; mais ils se rapprochent moins de l'ana-

(1) J. Chalon, *La graine des Légumineuses*, Mons, 1875, in-8° de 66 pages et 3 planches.

tropie complète et sont beaucoup plus volumineux : l'origine du sac embryonnaire n'en est que plus facile à établir. Prenons pour exemple le *Cercis siliquastrum* L.

Après que la cellule sous-épidermique axile a subi une division horizontale, la cellule apicale qui en provient se segmente transversalement (fig. 39). Le nucelle s'accroît en même temps et rapidement dans tous les sens, mais surtout dans la région supérieure.

La conséquence de cet accroissement est la formation de cloisons tangentielles dans les cellules sous-épidermiques latérales. Les nouvelles assises cellulaires viennent s'appuyer contre la file axile du nucelle et affectent la disposition en éventail; les divisions tangentielles se produisent au voisinage de l'épiderme, qui s'accroît lui-même par divisions radiales (fig. 40, 41, 42).

La cellule apicale donne ainsi quatre ou cinq cellules superposées, qui rarement se subdivisent en leur milieu dans la direction longitudinale (fig. 41).

La cellule subapicale est restée indivise et a suivi l'allongement général du nucelle. Trois cloisons horizontales viennent la partager en quatre cellules égales au début, possédant chacune un noyau central entouré de nombreuses granulations protoplasmiques (fig. 42). On ne saurait dire ici, d'une façon certaine, si leur formation est basipète, ou si chacune des deux cellules formées les premières se subdivise à son tour ; la rapidité de leur apparition ne permet pas de reconnaître la marche de la division. Les cloisons sont d'une réfringence marquée, plus épaisses et gonflées vers le centre et se courbant bientôt vers le haut. C'est ici surtout que de telles cellules pourraient être comparées aux cellules mères du sac pollinique : comme elles, elles ont des parois réfringentes, un volume à peu près égal, un aspect tout différent des éléments constitutifs du tissu ambiant. Même j'ai rencontré plusieurs fois, dans chacune des deux cellules centrales (fig. 44), deux noyaux rapprochés ou éloignés l'un de l'autre, dont la présence viendrait au premier abord à l'appui de la théorie qui voit en eux les homolo-

gues des spores. Je n'en ai jamais vu plus de deux dans la même cellule. Comme pour le cas signalé chez les Mimosées, il est tout aussi logique d'admettre ici que ce phénomène n'est en quelque sorte que le prélude de divisions qui ne vont pas jusqu'à s'accomplir, ou qu'une certaine équivalence tend à s'établir entre les cellules dérivées de la cellule subapicale.

Il faut d'ailleurs remarquer que cette dernière prend dès le début un accroissement proportionnel à celui du tissu nucellaire qui l'entoure. Dans le cours de ce développement général, elle subit, comme le reste du nucelle, des segmentations qui présentent, il est vrai, ce phénomène particulier, qu'elles apparaissent en nombre déterminé et seulement dans le sens horizontal. Quoi qu'il en soit, c'est toujours la cellule inférieure seule qui est la véritable cellule mère. Les noyaux des cellules supérieures, comprimés par les cloisons qui se courbent de plus en plus, perdent la netteté de leur contour et se fondent dans le plasma environnant (fig. 43); les parois se gélifient et la dégénérescence atteint également les cellules de la file axile qui leur sont superposées, mais sans arriver jusqu'à l'épiderme. Le sac embryonnaire, en effet, est recouvert, même après la fécondation, par une partie du tissu primitif, aussi bien à son sommet que sur les côtés.

C'est pendant le refoulement que deux noyaux se forment dans la cellule inférieure et se placent aux deux extrémités, dans la couche de protoplasma condensé sur la paroi autour d'une vacuole centrale produite après cette bipartition. Cette vacuole grandit jusqu'à la constitution complète de l'appareil femelle.

Les deux synergides sont accolées sur le même plan au sommet du sac embryonnaire; l'oosphère descend plus bas et possède un gros noyau. La fécondation est assez tardive dans le *Cercis*, et lorsque le boyau pollinique arrive vers le sommet du sac embryonnaire, à travers les cellules qui le surmontent et que nous avons vu manifester un commencement de résorption sur la ligne médiane, les synergides ont pris généralement la

forme de grosses vésicules piriformes avec vacuole centrale et noyau rejeté vers la paroi (fig. 48).

La fusion des deux noyaux polaires s'effectue sur l'un des côtés du sac embryonnaire, dans le protoplasma pariétal. On remarque que c'est le noyau inférieur qui chemine vers le noyau supérieur toujours très rapproché de l'œuf. La fusion se complète rapidement. Deux des antipodes sont à un niveau un peu plus élevé que la troisième logée dans le cul-de-sac inférieur.

Il n'est pas rare de trouver, au-dessous de la cellule mère encore peu agrandie, deux ou trois cellules, plus volumineuses et plus riches en protoplasma que le tissu ambiant, continuant au-dessous la file axile. Ces cellules n'ont rien de commun avec les anticlines; elles ont simplement suivi jusqu'à un certain point l'élargissement de la cellule mère qui les surmonte (fig. 46). J'ai remarqué d'ailleurs cette particularité dans plusieurs autres familles, notamment dans les Composées.

L'extrémité du nucelle du *Cercis* s'avance dans l'endostome et vient s'appuyer contre le tégument externe. La structure du tégument interne diffère de celle qu'on sait être générale dans les ovules dichlamydés, en ce que, du côté externe, il se dédouble en quatre ou cinq assises cellulaires.

L'examen de quelques espèces du genre *Cæsalpinia* m'a présenté quelques différences quant à la structure du nucelle et au développement de la cellule mère. Je mentionnerai seulement, dans le *C. mimosoides* Lam., le nombre moins élevé des subdivisions de la cellule apicale et la présence de trois cellules formées dans la subapicale, dont la dernière est la cellule mère (fig. 49). J'ai cru voir, dans cette plante, un petit noyau dans la partie renflée du tube pollinique, à quelque distance du sac embryonnaire.

On remarque également dans les *Gleditschia* des différences d'ordre secondaire, soit à l'égard des genres précédents, soit entre les différentes espèces du genre. Dans le *G. caspica* Desf. et le *G. triacanthos* L., la cellule apicale donne également un

tissu assez développé; la cellule subapicale se divise à deux reprises et les cloisons qui séparent les trois cellules ainsi formées sont aussi très épaisses en leur centre. On remarque dans cette dernière espèce une disposition particulière des enveloppes ovulaires. Dans plus de la moitié des ovules, le bord interne du tégument adjacent au nucelle s'allonge jusqu'à l'exostome et fait une légère saillie au dehors, tandis que le bord opposé s'appuie, comme dans la généralité des cas, contre la face interne de l'enveloppe tégumentaire externe. L'endostome est très large et occupé par le sommet du nucelle.

Les ovules des *Cassia* sont plus petits et la succession du développement beaucoup plus simple. La cellule subapicale du *C. stipulacea* forme trois nouvelles cellules à son intérieur, mais la dernière, ou cellule mère, est beaucoup plus grande dès l'origine que les deux autres qui la surmontent. Il en est de même dans le *C. corymbosa* Lam. La cellule subapicale ne m'a pas paru se diviser dans le *C. barclayana* Sw. Le sac embryonnaire adulte est directement en contact avec l'épiderme dans quelques espèces. Deux cloisons se forment dans la cellule subapicale du *Parkinsonia aculeata* (1).

Ainsi, dans beaucoup de Cæsalpiniées, le tissu qui recouvre le sac embryonnaire au sommet est assez épais au moment de la fécondation ; même après l'accomplissement de ce phénomène, on voit apparaître dans le *Cercis* un dédoublement qui fournit jusqu'à huit ou dix assises cellulaires.

Les Cæsalpiniées ont beaucoup d'analogie avec les Mimosées au point de vue du développement de l'embryon. Quelques-unes établissent le passage aux Papilionacées.

Dans le *Ceratonia siliqua* L. et le *Gymnocladus canadensis* Lam., le proembryon, formé tout d'abord de deux cellules superposées, se transforme en un globule dont les parties se

(1) Quelques ovules de cette espèce m'ont présenté le même phénomène que l'*Acacia albida ;* la cellule 2, ou avant-dernière, s'agrandissait en comprimant les cellules 1 et 3.

confondent (1). Dans les *Cæsalpinia* (fig. 59-62) et surtout dans le *Cercis*(fig. 52-57), le suspenseur apparaît formé d'un assez grand nombre de cellules qui se confondent avec celles de l'embryon dans le jeune âge; les segmentations sont très irrégulières. Nous retrouverons ce caractère chez les Papilionacées, où il sera parfois porté au plus haut degré. C'est alors surtout que nous verrons s'il est possible de préciser les relations anatomiques de l'embryon avec son suspenseur. Dans le *Cassia corymbosa*, le suspenseur atteint un volume considérable, mais il est tout à fait distinct de l'embryon.

La figure 58 représente l'embryon du *Gymnocladus canadensis* à l'époque où apparaissent les cotylédons. Les assises de l'écorce sont déjà très régulières et se poursuivent jusqu'au sommet. Les initiales du cylindre central sont profondément situées; déjà se forment les assises régulières de la colonne centrale. A peu de distance de la proéminence terminale, l'épiderme se divise tangentiellement pour former la coiffe. Plus tard, cet organe sera dû principalement aux dédoublements des assises externes de la couche corticale. Les cotylédons sont récurrents comme chez les Acacias.

Le Caroubier ressemble dans le jeune âge à l'*Acacia farnesiana*, à cette différence près que la coiffe est plus épaisse et terminée par une petite proéminence de huit à dix cellules arrondies appartenant au suspenseur. L'épiderme de la tigelle se dédouble pour former cet organe, dont la majeure partie provient ensuite de l'assise sous-épidermique. Il en est à peu près de même chez les *Cæsalpinia*.

L'embryon du *Cercis* adhère au sommet du nucelle par un groupe de cellules appartenant au suspenseur et s'isolant de plus en plus de l'extrémité radiculaire. L'épiderme se dédouble pendant très longtemps pour donner la coiffe; l'axe embryonnaire est plus long que dans les autres Cæsalpiniées.

Ainsi, une partie des représentants de cette sous-famille offre les caractères embryogéniques des Mimosées, l'autre se

(1) L'embryon du *Poinciana Gilliesii* Hook. et celui du *Parkinsonia aculeata* ressemblent fort à ceux des Mimosées.

rapproche davantage des Papilionacées. Mais la différenciation des faisceaux vasculaires dans le cylindre central commence à peine à la maturité chez les Cæsalpiniées, tandis que chez les Mimosées elle est beaucoup plus marquée; les embryons sont moins avancés dans leur développement, ce qui concorde avec la persistance de l'albumen dans la plupart d'entre elles.

On connaît depuis longtemps la nature de ce tissu dans ce groupe de plantes et on l'a suffisamment décrit à la maturité pour qu'il soit inutile d'en parler ici. Schleiden et Vogel (1) ont étudié et figuré l'épaississement des cellules qui le composent à la maturité. Il n'était pas sans intérêt de le suivre dès sa formation et de rechercher si, dans le jeune âge, l'albumen, devenu plus tard dur et corné, présente les mêmes caractères qu'un albumen transitoire.

Or, qu'on examine le *Ceratonia*, le *Gymnocladus* ou les *Cæsalpinia* chez lesquels il persiste, et on verra que jusqu'à une époque assez voisine de la maturité, il ressemble entièrement à celui des Mimosées : même aspect des noyaux libres à l'origine, même forme et même volume des cellules, même minceur de leurs parois. J'ai représenté (fig. 64) des cellules de l'albumen du *Gymnocladus canadensis* prises à égale distance du centre et de la périphérie du tissu, et par conséquent de grandeur intermédiaire, pour donner une idée de la marche de la division. Les noyaux situés à peu de distance de la paroi se sont déjà partagés; la plaque cellulaire se présente à des états différents. A l'origine, les filaments connectifs sont très distincts, quoique fins et nombreux; ils s'avancent dans la cavité en s'éloignant de la paroi contre laquelle est placé le tonneau; de nouveaux filaments dus au protoplasma cellulaire viennent s'interposer entre eux, en même temps que la plaque elle-même s'agrandit à l'équateur par l'arrivée de nouvelles granulations. Avant l'élargissement de la plaque, le tonneau, vu dans la direction de l'axe, présente l'aspect d'un disque dont le

(1) *Ueber das Albumen*, etc...

centre est occupé par les noyaux et la périphérie par le protoplasma de la cellule accumulé et condensé vers l'équateur. On voit rarement d'une façon aussi nette l'apport des matériaux nécessaires à la formation des nouveaux filaments et de la plaque. Lorsque celle-ci arrive au contact de la paroi opposée, elle se montre comme une lame épaissie vers le centre, dans laquelle la cellulose n'apparaît qu'un peu plus tard, après la rétraction des filaments à la périphérie des noyaux.

L'albumen du *Gymnocladus* présente sur la coupe transversale du sac embryonnaire une disposition spéciale. De la périphérie s'avancent vers l'intérieur des lignes qui le divisent en lobes tout à fait distincts à l'extérieur, au nombre de six à huit de chaque côté du plan principal de l'ovule. Les lignes, qui se traduisent à la surface par des dépressions assez accusées, sont par conséquent parallèles à l'axe embryonnaire. Les lobes sont dus à ce que, dans le jeune âge, il s'est fait aux points correspondants des divisions plus nombreuses. Cet albumen se fait remarquer en outre par la présence d'une assez grande quantité d'amidon qui se résorbe avant l'épaississement des parois cellulaires.

Peu de temps avant que l'embryon atteigne ses dimensions définitives, les assises adjacentes du tissu de l'albumen s'aplatissent, perdent entièrement leur protoplasma et leur noyau et forment une zone interne distincte. La zone externe commence à épaissir ses parois cellulaires dans la direction centrifuge. Cet épaississement commence aux angles des cellules et donne un véritable collenchyme ; la cavité se rétrécit dans les points correspondants tout en conservant son protoplasma et son noyau qu'on peut encore retrouver après la maturité. La paroi interne des cellules se colore seule par les réactifs de la cellulose.

Troisième sous-famille. — PAPILIONACÉES

I. — Viciées.

Les variations qu'on rencontre dans cette tribu sont très peu marquées et ne dépendent que du volume relatif des ovules. Seul, le *Cicer arietinum* L. fait exception à tous les points de vue; il en sera fait mention à la suite de l'étude générale des autres genres.

Dès son apparition, le nucelle des *Orobus* prend la forme d'un cône offrant au sommet une cellule assez grande qui termine une des assises sous-épidermiques. Dans la figure 66, cette cellule appartient à la moitié convexe du nucelle, dont elle continue l'une des deux assises centrales; souvent elle est rigoureusement axile, et alors le nucelle ne comprend que trois assises sous-épidermiques au lieu de quatre (fig. 67).

L'allongement rapide du nucelle a pour résultat de faire apparaître en elle une cloison transversale (fig. 67). Les assises latérales sous-épidermiques ne se divisent jamais tangentiellement; le nucelle est par conséquent toujours très étroit. La cellule apicale reste généralement indivise, mais elle peut aussi présenter une cloison transversale (*Vicia sepium* L.). La cellule subapicale se partage dans la plupart des cas en trois cellules inégales, l'inférieure étant la plus grande; parfois aussi elle ne donne que deux cellules. Par conséquent, la cellule inférieure, ou cellule mère, est le plus souvent séparée de l'épiderme par trois cellules superposées. Celles-ci se ressemblent à tel point qu'il n'est pas toujours possible de les rapporter d'une façon certaine à l'une ou à l'autre des deux cellules primitives; elles sont toujours très régulièrement superposées à la cellule mère (fig. 70).

Cette dernière cellule possède un noyau plus gros, entouré de très bonne heure de grosses granulations plasmiques réfringentes, au milieu desquelles on ne le distinguerait pas toujours sans l'emploi des réactifs colorants. La gélification des cellules supérieures se produit en très peu de temps; elle atteint en-

suite les cellules latérales. Le sac embryonnaire arrive, au sommet et sur les côtés, au contact de l'épiderme, qui est lui-même résorbé entièrement avant la fécondation (fig. 71).

Dans le *Faba vulgaris* L., la destruction des cellules latérales a lieu avant celle des cellules supérieures, et le sac embryonnaire prend d'abord une forme plus large.

Le noyau primaire accomplit son évolution comme à l'ordinaire. Les deux noyaux polaires qui doivent se fusionner restent longtemps à quelque distance l'un de l'autre; souvent la fusion n'est pas complète avant la fécondation, ou du moins les deux nucléoles restent distincts. Il n'en est pas moins évident que cette masse se comporte comme un noyau unique après la fécondation. Elle repose dans l'épaisse couche protoplasmique qui revêt le côté interne du sac embryonnaire.

Les synergides possèdent une mince membrane et sont assez grosses dans le *Faba vulgaris* L.; leurs noyaux se montraient vers le bas, tandis que le reste de la cellule était occupé par des granulations brillantes d'un volume assez notable. On distingue à peine une membrane à la surface de l'oosphère, toujours située au-dessous d'elles (fig. 73). Les antipodes ne sont plus visibles au moment de la fécondation, par suite de la destruction complète du tissu de la région inférieure du nucelle.

Les auteurs qui ont étudié l'origine des diverses parties constitutives de l'ovule ont cru remarquer que parfois le tégument externe précède l'interne dans son apparition. M. Warming pense qu'il pourrait en être ainsi dans le *Pisum* (1). J'ai constaté que celui-ci ne diffère pas plus que les autres Viciées de la grande majorité des ovules dichlamydés.

Ainsi, ce qui caractérise le groupe des Viciées, c'est la résorption complète, avant la fécondation, du tissu nucellaire, y compris l'épiderme, et la forme étroite et allongée de la cavité embryonnaire.

(1) Warming, *De l'Ovule*, p. 241.

Les anciens auteurs, comme de Mirbel (1), qui ont étudié les différentes parties de l'ovule, avaient déjà remarqué la forme particulière du proembryon, mais sans s'occuper de sa structure intime. M. Tulasne en donna plus tard la description suivante dans le *Lathyrus aphaca* (2) : « Le suspenseur a en longueur plus de cinq fois le diamètre transversal de l'embryon, alors que celui-ci commence à montrer les saillies obtuses qui deviendront les cotylédons ; filiforme à son origine, il s'élargit insensiblement jusqu'à l'embryon et acquiert l'apparence d'une longue massue ; une cellule unique, tubuleuse, constitue sa partie inférieure, et il se complète par une paire de cellules associées plus courtes et plus larges, que surmonte un groupe de quatre gros utricules presque arrondis et qui sont ensemble contigus au globule embryonnaire. »

Hofmeister dit à son tour que, chez le *Lathyrus odoratus* (3), « il se produit dans les cellules qui constituent le proembryon encore très court des divisions longitudinales qui toutefois n'intéressent jamais la cellule supérieure qui fixe l'appareil. La multiplication s'arrête là, et bien avant que la cellule terminale ait commencé à se diviser dans les trois directions pour former la petite masse de l'embryon, les deux cellules du proembryon les plus voisines de la cellule qui fixe l'appareil s'allongent considérablement, et portent par conséquent le sommet du proembryon jusque vers le milieu du sac embryonnaire. »

On verra plus loin jusqu'à quel point ces descriptions sont exactes.

Ce qui est assez étonnant, c'est qu'on n'ait pas remarqué le phénomène particulier dont les cellules du suspenseur sont constamment le siège (4). Cet organe présente, en effet, le plus

(1) De Mirbel, *Nouvelles recherches sur la structure et le développement de l'ovule végétal* (Mém. de l'Acad. des sc. de Paris, t. IX, 1830, pl. IX et X).

(2) Tulasne, *Nouvelles études d'embryogénie* (Ann. sc. nat., 4e série, t. IV, 1855, p. 97).

(3) *Neuere Beobacht. über Embryobildung der Phanerogamen* : Prings. *Jahrb.*, t. I, p. 101.

(4) J'ai fait connaître à la Société botanique de France (séance du 25 juin 1880)

bel exemple connu de la pluralité des noyaux dans une même cellule et mérite à plusieurs égards une attention spéciale.

Dans ces dernières années, on a cité plusieurs cas de pluralité nucléaire dans des cellules de nature fort différente. Auparavant, on admettait, comme fait général et classique, qu'une cellule ne contient qu'un noyau et que, lorsque celui-ci se divise, ce phénomène n'est que le prélude de la division prochaine et nécessaire du protoplasma lui-même ; de sorte que les deux nouveaux noyaux pouvaient être considérés comme n'appartenant déjà plus, pour ainsi dire, à une seule et même cellule.

Cette opinion s'appuyait principalement sur les travaux de Schleiden, Mohl, Nägeli, Hofmeister, etc. Elle paraissait si bien fondée que M. Strasburger, il y a quelques années seulement (1), discutant la nature d'amas hémisphériques nombreux dans les cellules de quelques *Cladophora*, pensait que « le nombre multiple de ces amas de protoplasma suffit pour prouver que ce ne sont pas des noyaux », parce qu'il avait pu, dans un cas, en compter huit. Depuis, l'éminent botaniste a reconnu lui-même que ce sont bien véritablement des noyaux (2).

M. Schmitz (3) fit connaître plusieurs exemples de cellules de cette nature dans des Algues qu'il rangea dans le nouveau groupe des Siphonocladiacées. Là, les noyaux disposés contre la paroi cellulaire s'allongent beaucoup ; leurs deux extrémités se renflent, tandis que la partie médiane s'amincit et se rompt ensuite, ce qui donne deux nouveaux noyaux.

la pluralité nucléaire remarquable du suspenseur des Viciées. Quelques semaines après, M. Hegelmaier publiait ses observations sur le même sujet : *Ueber aus mehrkerniger Zellen aufgebaute Dicotyledonen Keimträger* (*Bot. Zeit.*, juillet 1880).

(1) *Formation et division des cellules*, trad. franç., 1876, p. 95.

(2) *Zellbildung und Zelltheilung*, 1880, p. 71 et suiv., pl. XIII, fig. 10-22.

(3) F. Schmitz, *Beobacht. über die vielkernigen Zellen d. Siphonocladiaceen; Sonderabdr. aus d. Fetschrift d. naturforsch. Gesellsch. zu Halle*, 1879.

La même année, M. Maupas (1) observait également plusieurs noyaux dans des végétaux inférieurs; M. Elfving, dans les grains de pollen (2).

M. Treub (3) montrait de même que dans de grandes cellules, comme les fibres libériennes et les laticifères de plusieurs plantes appartenant aux Euphorbiacées, Asclépiadées, Apocynées et Urticées, on rencontre en grand nombre des noyaux issus par divisions répétées du noyau primitif.

Depuis, M. Johow (4) a étudié le mode de partition des noyaux dans les cellules âgées de Monocotylédones et notamment dans le *Tradescantia*. M. Strasburger donne également quelques figures tirées de la même plante (5).

Il résulte de ces différentes observations que la pluralité des noyaux peut avoir deux origines : la division normale, telle qu'on la connaît aujourd'hui, et la fragmentation signalée pour la première fois par M. Ed. Van Beneden (6).

J'ai reconnu que les noyaux présentent ces deux modes de multiplication dans le suspenseur des Viciées, dont nous allons suivre le développement. Les espèces que j'ai étudiées sont notamment les suivantes : *Orobus angustifolius* L., *O. niger* L., *O. vernus* L., *O. aureus* Steven., *O. flaccidus* Radius, *O. albus* L., *O. variegatus* Lapeyr., *O. atropurpureus* Lapeyr., *Vicia sepium* L., *V. tenuifolia* Eckl., *V. narbonnensis* L., *V. hirsuta* Fisch., *V. lathyroides* Thomas., *Faba vulgaris* L., *Pisum sativum* L., *P. arvense* L., *Lathyrus latifolius* L., *L. heterophyllus*

(1) E. Maupas, *Sur quelques protorganismes animaux et végétaux multinucléés* (*Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, t. LXXXIX, 1879, p. 250.

(2) Fred. Elfving, *Studien über die Pollenkorner d. Angiosp.*, in *Jenaische Zeitschrift*, t. XIII, 1879.

(3) Treub, *Note sur la pluralité des noyaux dans quelques cellules* (*Comptes rendus*, sept. 1879, et *Archives néerland.*, t. XV, 1879).

(4) Johow, *Untersuch. über d. Zellkerne in den Secretbehält. u. Parenchymzell. der höher. Monocotyl.* (*Inaugural Dissertation*, Bonn, 1880).

(5) Strasburger, *Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von Lupinus* (*Bot. Zeit.*, déc. 1880).

(6) E. Van Beneden, *Recherches sur les Dicyémides*, avec 3 pl., Bruxelles, 1876.

L., *L. aphaca* L., *L. sylvestris* L., *L. tuberosus* L., *Ervum lens* L., *E. ervilia* L.

Le proembryon se constitue partout de la même façon; on ne rencontre à cet égard que des exceptions très rares et de nature individuelle. J'indiquerai d'abord sa structure générale, avant d'attirer spécialemant l'attention sur les noyaux.

Dans l'*Orobus angustifolius*, par exemple, l'œuf se montre au sommet du sac embryonnaire, entre les bords du tégument interne, comme une cellule ovoïde à paroi très délicate (fig. 74). Une cloison transversale le partage en deux moitiés inégales (fig. 75). La supérieure, un peu plus allongée, adhérente à la paroi du sac embryonnaire, offre presque aussitôt après deux noyaux que vient séparer une cloison longitudinale située dans le plan de symétrie de l'ovule et qui ne peut être visible dans la figure 77; l'inférieure présente en même temps deux noyaux et se divise transversalement (fig. 76), fournissant ainsi, en bas la cellule mère de l'embryon, en haut une cellule plus large que longue qui complétera le suspenseur en se divisant dans le sens longitudinal, mais perpendiculairement au plan de symétrie et par suite à la cloison déjà formée dans la cellule supérieure (fig. 79). Ces divisions sont extrêmement rapides (1).

Dès lors, le suspenseur, terminé en bas par la cellule mère, est définitivement constitué; il ne subira plus dans la suite d'autres partitions. Je n'ai vu qu'un seul cas, dans l'*O. roseus*, où le nombre des cellules était de sept, parmi lesquelles cinq adjacentes à l'embryon. J'appellerai paire apicale ou cellules apicales, celles qui adhèrent au sommet du sac embryonnaire, et paire basale ou cellules basales, celles qui sont situées au-dessous et adjacentes à l'embryon.

On vient de voir que la première cloison transversale apparue après la fécondation ne sépare pas dès ce moment la cellule mère de l'embryon d'avec le suspenseur, et qu'une nouvelle partition doit se faire dans la cellule inférieure pour la

(1) Le plan de symétrie ou plan principal contient, comme on sait, l'axe droit ou courbe du nucelle et du sac embryonnaire.

constitution de cet organe. Les cloisons longitudinales médianes de chaque paire sont dirigées à angle droit; on n'en voit donc qu'une seule à la fois, celle de la paire inférieure dans les figures 79, 82, 84, si le proembryon est dans sa position normale et s'il n'a pas tourné sur lui-même dans la préparation. Cette orientation, bien que très générale, n'est pas absolue. On observe l'inverse, tout en ayant bien soin de ne pas entamer le sac embryonnaire, dans plusieurs cas présentés surtout par les *Vicia sepium* L., *V. lathyroides*, etc.

Avant la première bipartition de la cellule mère de l'embryon commence la division du noyau des cellules de la paire apicale (fig. 80); huit noyaux ont déjà pris naissance alors que chaque cellule de la paire basale n'en contient encore qu'un seul (fig. 81).

Le protoplasma du proembryon est homogène, très finement granuleux; les noyaux se disposent longitudinalement dans les cellules et restent vers le centre, tant que le protoplasma ne les entraîne pas sur le côté, par suite de l'agrandissement des cellules de la paire apicale.

C'est à ce moment que, dans l'espèce dont il s'agit et dans les *O. vernus*, *O. albus*, etc., le noyau de chaque cellule basale entre en division. La figure 82 représente cette phase du développement. Dans l'une d'elles est un noyau qui a déjà formé ses deux pôles, réunis par de très minces fils disposés en tonneau peu renflé à l'équateur. On y remarque une ligne équatoriale composée de granulations distinctes : c'est une plaque cellulaire rudimentaire. Mais elle n'est pas l'origine d'une cloison qui viendrait partager la cellule, elle disparaît bientôt avec les fils eux-mêmes. J'ai observé assez souvent, à la dernière phase de la division nucléaire, ce commencement de plaque cellulaire dans l'une ou l'autre des cellules basales, mais seulement lorsque le nombre des noyaux n'était encore que de deux ou trois dans chacune d'elles. Il est possible que la formation d'une cloison vienne parfois augmenter le nombre normal des cellules du suspenseur, comme dans le cas de l'*O. roseus*. On sait d'autre part qu'il peut apparaître une

plaque cellulaire transitoire à la dernière période de la division des noyaux, sans qu'une paroi se constitue nécessairement et vienne les séparer. M. Strasburger a donné de ce fait quelques exemples (1), soit dans les noyaux endospermiques libres sur la paroi interne du sac embryonnaire, comme chez le *Reseda odorata*, soit même dans le cours de la division des noyaux du sac embryonnaire avant la fécondation.

Pendant qu'il n'existe encore que deux ou trois noyaux dans chaque cellule basale, la multiplication continue dans les cellules apicales dont l'allongement est très rapide. La figure 83 représente un des stades du phénomène dans la cellule de droite, tandis que, dans celle de gauche, les noyaux ne sont pas encore entrés en division, mais présentent déjà pour la plupart l'aspect qui précède la formation de la plaque nucléaire. La simultanéité de la division n'existait donc que dans une seule des cellules apicales. Le temps assurément très court qui s'écoule depuis le commencement jusqu'à l'achèvement du phénomène explique comment M. Hegelmaier a pu croire à l'existence d'un autre mode de division des noyaux dans le suspenseur.

Cet auteur, dont les observations à d'autres points de vue concordaient avec celles que j'avais fait connaître sur les Viciées, a décrit un processus essentiellement différent de celui qu'on considère comme normal depuis les recherches effectuées dans ces dernières années. Malgré les nombreuses difficultés qu'il a trouvées dans ce genre de recherches, il ne voudrait cependant pas affirmer que ce dernier mode n'existe pas. Voici du moins ce qu'il a pu observer à l'aide des réactifs colorants dans les jeunes suspenseurs des *Lathyrus ochrus*, *Orobus niger*, *Pisum sativum*.

Le nucléole s'allonge et se resserre en prenant la forme de biscuit, tandis que le noyau entier subit un changement analogue, en devenant plutôt ellipsoïde que semblable à un fuseau. Il se divise en deux parties qui occupent les deux foyers de

(1) *Zellbildung und Zelltheilung*, 1880, p. 16.

l'ellipse et qui, durant quelque temps, sont réunies par un pont étroit disparaissant avant la bipartition de la substance du noyau.

On aurait donc ici une fragmentation analogue à celle que M. Schmitz a fait connaître, ou à celle que M. Treub a décrite dans le tissu cellulaire des faisceaux vasculaires de plusieurs Cryptogames, telles que le *Botrychium Lunaria*, l'*Ophioglossum vulgatum*, où l'on remarque des noyaux divisés en deux parties par un étranglement (1).

M. Hegelmaier ajoute ailleurs qu'il lui est arrivé de trouver une paroi cellulaire formée entre deux noyaux dans l'une des cellules basales de l'*O. vernus*, et une semblable paroi dans l'une des longues cellules apicales du *Lathyrus stans*. Or, si le mode de division décrit par lui existait réellement, il faudrait admettre que la division cellulaire peut suivre la fragmentation. C'est ce qui fit croire à M. Strasburger qu'une telle assertion n'était pas fondée. Dans ses observations parues récemment sur divers cas de divisions nucléaires (2), il annonçait avoir vu la division normale dans un suspenseur d'*O. vernus* et venait appuyer de sa grande autorité le résultat de mes propres recherches.

C'est dans le *Pisum sativum* que j'ai trouvé les plus beaux exemples de la division normale. La recherche en est longue et difficile; pourtant je suis arrivé à obtenir des préparations où

(1) Treub, *Notice sur les noyaux des cellules végétales* (Extrait des *Archives de Biologie* de Ed. Van Beneden et Van Bambeke, vol. I, 1880).

La fragmentation normale a été bien suivie dans les Charas dont les énormes cellules centrales des entre-nœuds finissent par renfermer, comme l'a décrit M. Schmidt, chacune un nombre considérable de fragments nucléaires.

C'est M. Ed. Van Beneden (*Recherches sur les Dicyémides*) qui a établi le premier la distinction entre une division et une fragmentation nucléaire. L'étranglement du noyau est le mode ordinaire de fragmentation chez les végétaux.

Des noyaux en forme de croissants ont été trouvés dans les grains de pollen et les tubes polliniques par M. Strasburger et M. Elfving. Plusieurs auteurs, parmi lesquels M. Flemming, en ont rencontré de semblables et d'autres échancrés ou multilobés dans des cellules animales (*Archiv. für Mikrosk. Anat.* Bd XVI, 1878, p. 314-317).

(2) *Eine Bermerkungen über vielkernige Zellen* (*loc. cit.*).

vingt à trente noyaux sont en division dans les cellules de la paire apicale (fig. 85).

Si l'on fait agir d'abord sur le suspenseur, préalablement fixé par l'alcool absolu, la solution alcoolique de carmin au borax et à la glycérine, puis le vert de méthyle, les plaques nucléaires se colorent en vert bleu intense, à l'exclusion des filaments du fuseau et du protoplasma environnant. Par ce procédé on met en même temps en évidence la nature spéciale de la substance du noyau et le rôle du protoplasma de la cellule dans l'acte de la division.

Lorsque la plaque nucléaire s'est dédoublée, et que chaque moitié est arrivée aux pôles du fuseau, on remarque entre chaque paire de noyaux en formation un espace clair d'où le protoplasma s'est retiré pour s'amasser autour des jeunes noyaux jusqu'après l'accomplissement du phénomène.

Cette manière d'être du protoplasma ne doit pas être confondue avec la disposition qu'il affecte assez souvent dans la suite, quand le nombre des noyaux est devenu considérable. Ceux-ci restent d'abord, pendant quelque temps, rapprochés deux à deux, puis ils se disposent en une série longitudinale dans la partie supérieure des cellules apicales, tandis que dans les parties médiane et inférieure ils affectent une alternance régulière en se plaçant à égale distance les unes des autres (fig. 84). Dans les cellules basales, cette dernière disposition est constante également durant le jeune âge de l'organe. Mais, dans la suite, des vacuoles se produisent dans toutes les parties du suspenseur; les noyaux, réunis entre eux par des bandes protoplasmiques et sans ordination régulière, sont entrainés vers la périphérie. On en compte alors, chez les *Orobus*, de trente à quarante dans chacune des cellules apicales et de douze à quinze dans chacune des cellules basales.

Ce nombre élevé n'est pas entièrement dû à la division normale; car, à un moment donné, les noyaux qui ne possédaient qu'un seul nucléole en offrent généralement deux, qui s'éloignent l'un de l'autre, pendant que la substance du noyau s'allonge pour se partager suivant le mode précédemment

décrit ou suivant une marche un peu différente : c'est la période de fragmentation (fig. 97 et 98). Le moment où ce dernier phénomène succède au premier ne peut pas être précisé, vu qu'on a rarement sous les yeux la division normale elle-même et que les noyaux qui en dérivent peuvent ressembler à ceux qui vont se fragmenter ; il dépend de la vitalité plus ou moins grande des cellules du suspenseur, vitalité en rapport avec les dimensions de l'organe et celles de l'embryon lui-même.

Ces faits sont assurément d'un grand intérêt en ce qui concerne la morphologie cellulaire. Ils servent à établir l'indépendance du noyau à l'égard de la cellule dans l'acte de la division ; ils montrent de plus que les deux modes successifs de partition ont une cause et un sens tout différents : la division normale se faisant aux dépens du protoplasma ambiant, la fragmentation étant un phénomène de sénilité, une évolution propre du noyau (1). Comme le fait remarquer M. Strasburger, on n'a pas encore vu la division de la cellule suivre la fragmentation ; du moment que celle-ci apparaît, le plasma cellulaire ne semble plus pouvoir se diviser.

Ce curieux suspenseur n'atteint pas dans tous les genres la même longueur que dans les *Orobus* et le *Pisum*, à côté desquels se placent aussi les *Lathyrus* et le *Faba*. Le nombre

(1) J'ai appelé l'attention (*Société botanique*, juillet 1881) sur le phénomène que présentent les antipodes de plusieurs Renonculacées (*Hepatica*, *Clematis*), où l'on a cru pouvoir considérer la présence de plusieurs noyaux comme une sporulation qui se continuerait dans des cellules nées elles-mêmes dans le sac embryonnaire.

Le noyau de chacun des trois antipodes ne possède qu'un nucléole à l'origine. Longtemps avant l'époque de la fécondation, il en apparaît deux ou un plus grand nombre, entre lesquels la substance du noyau offre une ou plusieurs lignes de séparation correspondant à une légère dépression de la surface. Le plus souvent, le noyau primitif ne se partage pas complètement ; il forme deux ou quatre masses étroitement unies, pourvues chacune d'un nucléole, qui ne tarde pas à être remplacé par plusieurs autres. Parfois aussi les fragments s'écartent les uns des autres, grossissent et remplissent tout l'intérieur de la cellule. Dans les deux cas, l'apparition des nucléoles précède la partition du noyau. Le nombre des grains nucléolaires et des fragments de la substance nucléaire augmente encore dans la suite, avant que le tout se fonde dans le protoplasma ambiant.

des noyaux est bien moins élevé dans les *Vicia*, dont il faut rapprocher l'*O. atropurpureus*, qui présente à plusieurs égards des caractères différents de ceux du genre dans lequel il est placé par la plupart des auteurs.

Le suspenseur s'allonge proportionnellement à l'espace qu'il doit franchir pour amener l'embryon dans la partie basilaire élargie du sac embryonnaire (fig. 86). La disposition de la cavité est en rapport avec la forme de l'ovule et varie suivant les genres, pour lesquels elle devient à un moment donné tout à fait caractéristique. Vers l'époque de la fécondation, elle présente, chez les *Orobus* et le *Faba*, une faible courbure; chez les *Vicia*, les *Lathyrus* et le *Pisum*, elle ressemble à un tube coudé en son milieu. L'endroit où se fait la courbure limite deux parties qu'on peut appeler cavité micropylaire et cavité chalazienne; la première reste très étroite et prend une longueur variable, dont les figures 86, 95, 96 donneront une idée suffisante. La forme spéciale du suspenseur est par conséquent commandée par le rétrécissement de la partie micropylaire; la raison d'être de sa longueur est tout à fait mécanique, car sans elle l'embryon ne trouverait pas l'espace nécessaire à son accroissement.

Cet organe, formé de cellules si développées, a cependant des parois d'une très grande délicatesse. Traitées par l'iode et l'acide sulfurique dilué, elles se dissolvent instantanément. On arrive parfois, au moyen de l'acide acétique, à contracter le contenu protoplasmique, qui se sépare alors de la mince membrane qui l'enveloppe. La coloration de cette dernière est très difficilement réalisable avec le chloro-iodure de zinc.

On peut se demander si le passage à l'intérieur du suspenseur des substances alimentaires en solution dans le liquide où il flotte ne s'effectuerait pas plus facilement qu'à travers la paroi cellulosique plus épaisse des cellules épidermiques de l'embryon. M. Treub pense que, chez les Orchidées examinées par lui, qui possèdent un embryon revêtu d'une cuticule assez épaisse et surmonté ou parfois même entouré partiellement d'un suspenseur pluricellulaire de structure assez singulière,



les substances alibiles traversent celui-ci pour arriver jusqu'à l'embryon. Il a même suivi, au moyen de l'acide osmique, le trajet des globules huileux jusqu'à l'intérieur de l'embryon. Dans d'autres cas, l'amidon apparaît dans les cellules du suspenseur, pour être résorbé dans le cours du développement embryonnaire.

Il n'est d'ailleurs pas nécessaire, pour attribuer à cet organe un rôle dans la nutrition, que l'amidon s'y rencontre à une période quelconque. Cette substance n'est qu'une des formes multiples que peuvent affecter les hydrates de carbone, dont la mobilité se manifeste à chaque instant dans toutes les parties des végétaux en voie d'accroissement. La majeure partie des matières nutritives dans l'ovule est en dissolution dans le liquide cellulaire, sous forme de sucre réducteur dont les réactions apparaissent avec une grande intensité jusque vers l'époque de la maturité de la graine. Il suffirait donc à la rigueur, pour accorder au suspenseur le rôle mentionné, qu'il fût plus perméable aux liquides que l'embryon lui-même. Or, il en est ainsi dans plusieurs cas.

Chez les Viciées, la perméabilité du volumineux suspenseur est également d'autant plus facile que les parois en sont plus délicates ; le glucose s'y rencontre même en plus grande abondance que dans le liquide de la cavité du sac embryonnaire, qui laisse souvent échapper une grosse bulle d'air lorsqu'on vient à l'ouvrir. Il n'en est pas moins difficile de préciser le rôle de cette substance dans cet organe, où sa présence est peut-être plutôt en rapport avec les divisions nucléaires multiples qui s'y rencontrent jusqu'à la période de ralentissement de son activité vitale. Quoi qu'il en soit de la valeur des différentes hypothèses qui se présentent naturellement à l'esprit, on ne peut douter du moins que son rôle principal, évident, à l'égard de l'embryon, ne soit surtout de nature mécanique ; quant à la raison d'être de la multiplicité des noyaux, elle nous échappe entièrement.

Revenons maintenant à l'embryon. Il va nous offrir des variations beaucoup plus prononcées que l'organe précédent,

soit dès le jeune âge et avant la différenciation des tissus, soit seulement à l'époque de la formation des cotylédons.

J'ai déjà fait remarquer que la cellule du proembryon, destinée à lui donner naissance, n'est pas encore isolée à la suite du premier cloisonnement transversal de l'œuf fécondé, et qu'elle provient de la division horizontale de l'une des deux cellules primitives, l'inférieure. Cette cellule reste très petite, arrondie et indivise jusqu'à la constitution définitive du suspenseur et aux premières divisions nucléaires de la paire apicale.

Alors elle se partage par une cloison longitudinale située dans le plan principal de l'ovule et par conséquent de même sens que la cloison qui sépare les deux longues cellules de la paire apicale (fig. 79). Chaque moitié du globule se divise bientôt transversalement, puis des divisions parallèles à la surface viennent isoler une couche épidermique ; l'embryon conserve la forme arrondie pendant un temps variable suivant les genres (fig. 83, 87).

C'est là le cas général. Mais il arrive parfois que le premier cloisonnement de la cellule mère est transversal et, par suite, sépare deux cellules superposées, dont les divisions ultérieures se font comme précédemment (fig. 80). Il ne faudrait donc pas, même dans des embryons très réguliers à cet âge, accorder une trop grande valeur anatomique à la marche des segmentations.

La forme comparée des embryons dans les différents genres offre des différences assez constantes. Celui de l'*Ervum* est tout à fait cordiforme (fig. 90) ; celui des *Lathyrus* et du *Pisum* est ovoïde et adhère à son suspenseur par une large surface (fig. 88, 89) ; les cellules adjacentes à cet organe se segmentent pour constituer l'extrémité radiculaire. L'embryon des autres genres est arrondi.

La forme, globuleuse à l'origine, chez les *Vicia* et l'*O. atropurpureus*, ne tarde pas à changer : l'embryon ressemble bientôt à un biscuit placé transversalement dans un plan perpendiculaire au plan de symétrie (fig. 91, 92) ; la majeure partie

entre dans la formation des cotylédons, qui devance notablement la différenciation de l'axe hypocotylé dont la pointe radiculaire se dessine à peine entre les deux cellules basales du suspenseur (fig. 93, 94).

Les cotylédons revêtent une forme assez peu commune. Chacun d'eux est composé de deux moitiés asymétriques; l'une prend un accroissement relatif très marqué et s'avance obliquement dans la cavité du sac embryonnaire; l'autre s'allonge beaucoup moins et suit la courbure de la paroi ovulaire contre laquelle elle est placée (fig. 95). L'axe hypocotylé reste fort réduit jusqu'à la maturité, où il présente déjà au sommet les lobes distincts de l'une des deux premières feuilles.

Bien différents sont les caractères de l'embryon dans les autres Viciées. L'asymétrie ne s'y remarque à aucune période, l'embryon s'allonge pour former les cotylédons au lieu de s'élargir en biscuit. Le revêtement épidermique ne se continue régulièrement à l'extrémité supérieure, adjacente au suspenseur, qu'après un certain temps ; la différenciation des tissus de l'axe est plus précoce, elle commence au moment où les cotylédons ont atteint la moitié de leur longueur. Ici, comme dans beaucoup de Légumineuses, le développement de l'axe marche de pair avec celui des cotylédons ; il n'est pas en retard comme chez les *Vicia*.

Pendant que les cotylédons s'avancent dans la grande cavité chalazienne, l'axe s'allonge en sens opposé en élargissant la cavité micropylaire restée jusque-là fort étroite. A ce moment, le suspenseur a entièrement disparu ; l'extrémité de l'axe se montre d'ailleurs dès l'apparition des cotylédons complètement indépendante, elle se constitue comme si cet organe n'existait pas. Les différenciations internes sont assez tardives dans la plupart des Viciées ; elles sont aussi plus difficiles à suivre que dans les Acacias, par suite de l'irrégularité des divisions jusqu'à un âge assez avancé.

On constate de même qu'à un moment donné, lorsque les cellules qui occupent le sommet du cylindre central commencent à former des séries longitudinales, un dédoublement

tangentiel de l'épiderme se produit à peu de distance de l'extrémité et marque l'origine de la coiffe. Plus tard il est souvent impossible de voir l'épiderme se continuer sous les assises de cet organe, qui provient dès lors en majeure partie des couches corticales externes, lesquelles se confondent elles-mêmes avec le tissu générateur commun qui occupe le sommet du cylindre central (1).

Les Viciées présentent un caractère constant, qui les distingue de tout le reste de la classe des Légumineuses : l'absence du tissu de l'albumen à toutes les périodes du développement. Les noyaux libres qui, dans les autres cas, précèdent la formation du tissu, n'en apparaissent pas moins, comme à l'ordinaire, sur tous les points de la paroi du sac embryonnaire.

J'ai été assez heureux pour observer plusieurs fois, dans le *Vicia lathyroides*, qui m'avait paru plus favorable à ce genre de recherches que les espèces voisines, la division du noyau secondaire du sac embryonnaire.

On a vu que, peu de temps avant la fécondation et peut-être même encore au moment où elle s'effectue, les deux noyaux polaires étaient incomplètement fusionnés, en ce sens que leurs nucléoles respectifs restaient distincts et séparés dans la masse protoplasmique ovoïde résultant de la juxtaposition de ces noyaux. On sait également que, dans les plantes encore peu nombreuses qui ont été à ce point de vue l'objet d'observations toujours assez difficiles, la division du noyau secondaire est si rapide qu'avant même la segmentation de la cellule fécondée plusieurs noyaux se montrent déjà sur la paroi du sac embryonnaire.

Dans le *Myosurus*, par exemple, M. Strasburger a vu six noyaux issus des premières divisions entrer en bipartition, alors

(1) M. Russow avait constaté que dans la graine mûre de plusieurs Viciées, on ne peut suivre l'épiderme sous la coiffe (*Vergleich. untersch. über Leitbündelkrypt; Mém. de l'Acad.*, Saint-Pétersb., 7e série, 1872, t. XXIX). M. Prantl signala plus tard chez le *Pisum*, les *Vicia*, une démarcation peu nette entre l'écorce et l'épiderme et un méristème commun à tous les tissus (*Regeneration der Vegetationspunkts an Angiospermen Würzeln; Arb. des Bot. Instituts*, Heft IV, Würzbourg, 1874).

que la cellule mère de l'embryon restait encore indivise (1). Chez les Renonculacées, l'observation des premières divisions est relativement facile ; les noyaux s'y prêtent à merveille par le volume et la richesse de leur protoplasma. J'ai suivi moi-même la division du noyau secondaire dans le *Ceratocephalus falcatus*. Elle offrait les mêmes caractères que dans le *Myosurus;* mais le noyau était au voisinage des antipodes, auxquels il se reliait par une bande protoplasmique s'étendant du côté opposé jusqu'à la cellule mère de l'embryon. Les deux moitiés de la plaque arrivées au pôle se présentaient sous forme de croissants peu arqués et très épais, reliés l'un à l'autre par des fils disposés en tonneau. Je rapporte incidemment cette observation, parce que les Renonculacées sont peut-être, parmi les Dicotylédones, les plantes où la recherche de ce phénomène est la plus facile.

Dans le *V. lathyroides*, le noyau se divise à la place qu'il occupait contre la paroi interne, à peu de distance de l'embryon. Mais l'apparition du phénomène n'est pas aussi rapide que dans les exemples précédents. Je trouvais le noyau indivis, alors que le proembryon était déjà presque entièrement constitué (fig. 76) ; il y avait là par conséquent un retard assez prononcé en apparence, mais en réalité très faible, car nous avons vu que la cellule mère de l'embryon se divise dans un laps de temps très court. Dans beaucoup d'autres cas néanmoins, plusieurs noyaux se montraient dès ce moment, à quelque distance les uns des autres sur la paroi.

La figure 77 montre l'aspect des deux noyaux en formation. Ils présentent de nombreuses granulations et des filaments connectifs très ténus, distincts, légèrement courbés vers l'extérieur. Un rudiment de plaque cellulaire se montre à l'équateur, sous forme de granulations isolées et situées sur le trajet des filaments ; mais, comme dans les cas dont il a été fait mention, cette plaque est transitoire. On conçoit que, dans les cellules du suspenseur, il puisse se manifester parfois

(1) *Zellbildung und Zelltheilung*, pl. I, fig. 5.

une tendance à la division du protoplasma tout entier de la cellule et par suite à la formation d'une cloison, qu'on rencontre d'ailleurs de temps en temps ; mais dans le cas actuel, où le sac embryonnaire ne se cloisonne jamais, sa raison d'être est moins évidente.

Les divisions ultérieures sont simultanées et les mêmes stades se présentent à l'observation. Je les ai aperçus dans de jeunes sacs embryonnaires (fig. 79), en m'aidant du carmin et du vert de méthyle, après la fixation préalable du protoplasma par l'alcool. Dans la suite, la simultanéité, tout en étant générale, peut ne pas être absolue ; la parenté des noyaux diminue en quelque sorte avec l'âge et la répétition du phénomène.

L'aspect qu'ils offrent sur tous les points de la paroi ressemble fort à celui des noyaux du suspenseur. Tandis que dans les autres Légumineuses, où le tissu de l'albumen apparaît, à quelques exceptions près, au sommet du sac embryonnaire, leur nombre augmente d'abord considérablement dans cette partie de la cavité ; chez les Viciées, au contraire, où ce même tissu ne doit exister à aucun moment, la répartition en est par cela même égale sur tous les points de la paroi. Les transformations qu'ils subissent avant leur résorption sont les mêmes que dans le suspenseur.

Je dois donner maintenant quelques détails sur le *Cicer arietinum*, qui s'éloigne à tous les points de vue, comme je l'ai fait remarquer plus haut, de tous les autres représentants du groupe des Viciées.

Dès sa formation, le nucelle n'est pas allongé en cône régulier ; il se renfle dans sa partie médiane et devient plus volumineux dans son ensemble. La cellule qui s'agrandit en sac embryonnaire est située moins profondément ; c'est ordinairement la troisième de la file axile à partir de l'épiderme. Les deux cellules qui la surmontent m'ont toujours paru provenir de la cellule apicale ; elle deviendrait donc directement sac embryonnaire. Avant qu'elle les ait refoulées complètement, le tissu nucellaire s'accroît considérablement au-dessous d'elle ; de sorte que, au moment de la fécondation, le sac

embryonnaire n'occupe qu'une faible partie du nucelle au sommet. La forme du sac embryonnaire ressemble à celle que je décrirai plus tard dans les Phaséolées.

Aussitôt après la fécondation, le proembryon se montre formé d'une très petite cellule surmontée de plusieurs paires cellulaires superposées, toujours plus nombreuses dès le début que celles du suspenseur si caractéristique des plantes qui viennent d'être étudiées. Le suspenseur ainsi constitué s'allonge rapidement et laisse voir très facilement le nombre et la disposition de ses éléments. La cloison médiane qui sépare les deux cellules de chaque paire est placée à angle droit par rapport à ses voisines. Dans les suspenseurs parvenus à leur accroissement définitif, on compte sept ou huit paires ainsi disposées en alternance et surmontées d'une ou de deux, parfois de trois cellules plus petites superposées et restées indivises, occupant le sommet rétréci du sac embryonnaire. On voit rarement des divisions ultérieures dans quelques-unes des cellules des paires les plus rapprochées de l'embryon ; mais parfois la disposition précédente est remplacée, sur une partie de la longueur du suspenseur, par une superposition bilatérale symétrique. J'ai représenté (fig. 99) la forme la plus commune de cet organe, terminé à sa partie inférieure par le globule embryonnaire.

Cette figure montre que les cellules ont atteint un volume considérable, surtout vers la base, où la largeur de la cavité leur permet de s'accroître davantage. La paroi en est mince et semble au premier abord aussi délicate que dans les suspenseurs des autres Viciées ; cependant, on peut plus facilement en déceler la nature cellulosique et contracter le protoplasma qui la revêt intérieurement. Chaque cellule ne possède jamais qu'un gros noyau pourvu d'un nucléole également volumineux. A un âge avancé, ce nucléole fait place à des fragments qui s'arrondissent et restent isolés dans le protoplasma nucléaire ; il ne se comporte pas comme celui des noyaux en fragmentation.

Le proembryon du *Cicer* présente donc une forme spéciale, unique même chez les Légumineuses que j'ai examinées, tout

en se rapprochant jusqu'à un certain point de celui des Viciées vraies, par la disposition croisée des paires de cellules et la délicatesse de leurs parois. Cette différence de structure ne suffit pas à elle seule à expliquer la présence d'un seul noyau dans chacune des cellules, alors que celles des genres précédents en possèdent une si grande quantité; le nombre de ces cellules est de beaucoup inférieur à celui des noyaux dans les suspenseurs les moins développés des *Orobus*, *Pisum*, *Lathyrus*, etc., et même des *Vicia*, et la raison d'être de la pluralité de ces derniers ne se laisse pas plus facilement saisir.

L'embryon du *Cicer* prend à un moment donné une forme particulière. Mais cette forme, en l'absence des caractères précédents, n'aurait d'abord qu'une assez faible importance au point de vue de l'établissement des affinités, si plus tard la structure intime ne s'écartait entièrement de celle que nous connaissons.

On a pu remarquer, en effet, dans les différents genres de la tribu, des variations assez tranchées pour permettre de les distinguer les uns des autres, sans toutefois dépasser les limites ordinaires d'un même groupe naturel. Dans le *Cicer*, les premières segmentations de la cellule mère sont régulières et donnent un globule semblable à celui d'un *Orobus;* les cotylédons offrent à leur apparition le même aspect et la même disposition que dans ce dernier genre ; mais la partie adjacente au suspenseur n'est pas élargie, elle forme bientôt une pointe qui constitue l'extrémité radiculaire et qu'on ne rencontre pas d'aussi bonne henre dans les autres Viciées. M. Van Tieghem a déjà fait remarquer, dans ses recherches sur la symétrie de structure des plantes(1), que l'axe embryonnaire possède une structure anatomique toute différente de celle qu'on observe dans l'ensemble des espèces de cette tribu.

Ce qui distingue encore le *Cicer*, c'est la présence d'un albumen qui n'est pas limité à l'existence seule de noyaux sur la paroi du sac embryonnaire. Le tissu, qui commence par remplir

(1) Van Tieghem, *Symétrie de structure des plantes vasculaires* (*Ann. sc. nat.*, *Bot.*, 5e série, t. XIII, 1870, p. 219)

l'espace situé entre les grosses cellules du suspenseur, s'avance du sommet vers la base, où le nucelle n'est pas encore entièrement résorbé. Cet albumen est d'ailleurs transitoire, comme celui de la plupart des Papilionacées.

En résumé, à part cette unique exception, les Viciées forment un groupe des plus homogènes parmi les Papilionacées; l'étude embryogénique confirme d'une façon remarquable les bases générales de leur classification.

II. — Lotées.

Cette tribu est une des plus intéressantes aux différents points de vue qui nous occupent. Les genres nombreux qui la composent et que la plupart des auteurs ont distribués en quatre sous-tribus, vont nous offrir une série de modifications qui tantôt les relient les uns aux autres, tantôt sont absolument spéciales à chacun d'eux. Je passerai en revue les types essentiels fondés sur les caractères embryogéniques: de là plusieurs sections comprenant chacune un nombre variable de genres.

1° Section des CYTIES.

Elle comprend les genres *Cytisus*, *Spartium*, *Ulex*, *Genista*, *Sarothamnus*, etc. Le sac embryonnaire présente dans son développement des variations qui sont en rapport avec les dimensions des ovules; l'embryon offre partout la même structure fondamentale.

Dans le *Cytisus laburnum* L., l'axe du nucelle est occupé par une grande cellule sous-épidermique, plus large au sommet qu'à la base, à forme de cône tronqué et renversé, continuant une file centrale régulière autour de laquelle les assises latérales sont disposées en éventail.

Elle se divise horizontalement en deux cellules dont l'inférieure devient rapidement la plus grande ; en même temps, les

cellules latérales se segmentent dans le sens tangentiel. Parfois deux files semblables se montrent au centre du nucelle, sans qu'il soit possible tout d'abord de prévoir quelle sera celle qui donnera le sac embryonnaire. Ce cas n'est pas rare dans l'espèce considérée; quand il se présente, le sac embryonnaire est forcément latéral.

La cellule apicale offre bientôt une ou plusieurs divisions horizontales, suivies généralement de divisions longitudinales (fig. 100-102).

La cellule subapicale s'allonge et se renfle en son milieu ; le noyau grossit et s'entoure d'un protoplasma granuleux. Une première cloison transversale se montre vers le haut, parfois aussi vers le centre : dans ce dernier cas, la cellule inférieure s'allonge avant d'être le siège d'une nouvelle segmentation. Trois cellules superposées dérivent ainsi généralement de la cellule subapicale; la cellule mère prend un accroissement rapide, les deux autres se gélifient et sont souvent comprimées sur les côtés par le tissu ambiant encore intact (fig. 103).

La marche des segmentations est cependant variable. La cellule apicale peut rester indivise, mais par contre s'allonger et se rétrécir sous la pression exercée sur elle latéralement: rien ne la différencie alors des cellules axiles qu'elle surmonte. En revanche, lorsqu'elle se cloisonne à plusieurs reprises pour donner un tissu épais, la cellule subapicale ne se partage qu'une seule fois vers le haut, comme on l'observe fréquemment dans le *c. capitatus*.

Une réduction notable se produit dans le *C. purpureus*. L'épiderme ne se dédouble pas constamment au sommet, comme dans les espèces précédentes ; la file axile comprend très rarement plus de trois cellules à partir de l'épiderme, l'inférieure est la cellule mère, qui se développe rapidement en sac embryonnaire ; le tissu latéral du nucelle reste par suite très mince. Toutes ces variations se retrouvent dans les genres *Crotalaria*, *Spartium*, *Genista*, etc.

Le noyau de la cellule mère se divise avant la destruction du tissu superposé, au milieu de granulations brillantes dont

quelques-unes ressemblent à des globules graisseux et noircissent rapidement au contact de l'acide osmique. Les deux nouveaux noyaux se placent aux extrémités du sac embryonnaire; celui du haut se divise constamment suivant un plan parallèle au grand axe du nucelle, celui du bas dans un sens opposé (fig. 104 et 105). Le processus ultérieur ne diffère pas de celui qui nous est déjà connu. La fusion des noyaux polaires se fait exactement au centre de la cavité, les synergides s'allongent et deviennent pyriformes, l'oosphère se distingue par son noyau plus gros et son protoplasma plus granuleux (fig. 106 et 107). Quant aux antipodes, ils deviennent bientôt méconnaissables, à mesure que l'agrandissement du sac embryonnaire se produit à la base aux dépens du tissu du nucelle.

Au moment de la fécondation, le sac embryonnaire occupe presque toute la longueur de ce dernier; il est recouvert au sommet par l'épiderme qui s'avance entre les bords du tégument interne. L'ovule est amphitrope, le nucelle généralement peu courbé à cet âge.

La formation du proembryon ne va pas nous offrir la marche régulière des segmentations si constante chez les Viciées. Après la première division, toujours transversale, de la cellule fécondée, le petit corps ovoïde qui naît des deux cellules primitives ainsi formées ne présente pas tout d'abord de ligne de démarcation nette entre ses deux parties constitutives. Ce n'est qu'au bout d'un certain temps, variable suivant les genres, qu'il est possible de reconnaître ce qui appartient au suspenseur et ce qui constitue l'embryon. Pour cela, il convient d'examiner en premier lieu une des formes les plus simples, en s'adressant, par exemple, au *Spartium junceum* L.

La première cloison transversale a lieu vers le bas de la cellule et sépare deux parties inégales. La partie supérieure se divise dans le sens longitudinal et perpendiculairement au plan de symétrie de l'ovule; l'inférieure se partage ensuite de même, mais dans ce dernier plan (fig. 109 et 110). Il arrive aussi fréquemment que la première partition de la cellule supérieure, au lieu d'être longitudinale, est plus ou moins oblique, parfois

même horizontale ; le proembryon est alors formé de trois cellules superposées. La cellule inférieure seule doit être considérée comme la cellule mère de l'embryon ; mais les divisions qui se produisent dans l'ensemble sont telles qu'il est bientôt presque impossible de distinguer les éléments qui en dérivent (fig. 113).

Peu à peu cette dernière partie se divise plus activement que l'étage supérieur ; ses cellules sont par conséquent moins grosses, elles donneront bientôt naissance à une couche épidermique qui s'arrête au point où commence le suspenseur (fig. 114). L'embryon prend une forme allongée, tout en étant largement uni à cet organe dont les cellules restent stationnaires, se gonflent à l'extérieur en se remplissant de granulations protoplasmiques nombreuses et finissent par présenter une teinte jaunâtre, signe précurseur de leur résorption.

Cependant, le passage est insensible entre le suspenseur et l'embryon. On ne saurait dire au premier abord si la partie rétrécie qui les sépare provient de l'un ou de l'autre ; ni la marche des segmentations, ni la forme des cellules ne nous renseignent à cet égard.

Mais nous avons déjà vu que, chez les Viciées, l'extrémité radiculaire se constitue indépendamment du suspenseur, sans la participation d'aucune cellule comparable à l'hypophyse de Hanstein ; nous avons constaté que, malgré la présence du suspenseur, cette partie terminale de l'embryon se forme comme chez les Mimosées, où ce dernier organe n'existe pas : devons-nous croire qu'il en est de même dans le cas actuel, ou bien que la partie en question correspond à l'hypophyse, parce qu'elle va donner l'extrémité radiculaire avec une partie de la coiffe ? Dans cette seconde hypothèse, il faudrait tout au moins admettre que l'hypophyse est représentée dès l'origine par tout un groupe de cellules que rien ne permet de distinguer de leurs voisines. A quel caractère s'adressera-t-on alors pour en démontrer l'existence ? Il me semble qu'on a fait jouer à cette cellule un rôle beaucoup trop considérable dans la constitution des tissus de l'extrémité radiculaire.

Comment donc se forment ces tissus dans cette partie de l'embryon du *Spartium?*

Lorsque les cotylédons se dessinent à la partie antérieure, la coupe longitudinale présente, au voisinage de la partie rétrécie et sur la ligne médiane de l'embryon, quelques cellules plus grandes, contre lesquelles s'appuient déjà d'autres cellules étroites et allongées formant l'ébauche du cylindre central. Sur les côtés, la couche corticale ne possède encore que des cellules irrégulières peu différenciées. L'épiderme offre déjà plusieurs cloisons tangentielles que la suite du développement autorise à considérer comme l'origine de la coiffe, laquelle va dès ce moment être fournie par l'épiderme, tandis qu'au sommet du cylindre central les quelques cellules plus volumineuses dont il vient d'être question se comporteront de la façon qui nous est déjà connue (fig. 115). Toutefois, les rapports de la coiffe avec l'écorce sont moins nets à un âge avancé que dans les Viciées, par suite du dédoublement des assises corticales vers le sommet.

Que si nous passons à une forme plus compliquée que la précédente, comme celle du *Cytisus laburnum* L., nous verrons qu'à l'origine le proembryon présente aussi les mêmes caractères. Mais dès qu'il se compose d'une dizaine de cellules, la distinction de ses deux parties constitutives devient fort difficile et le plus souvent même impossible. Il suffit pour s'en convaincre de jeter les yeux sur les figures 116, 117, 118.

La masse ovoïde dans laquelle suspenseur et embryon se confondent, s'accroît principalement dans la région supérieure, où les cellules augmentent à la fois de volume et de nombre. La forme qu'elle revêt dépend de l'espace libre au sommet du sac embryonnaire. Elle ne tarde pas à le remplir entièrement, et, comme l'accroissement se fait avec une grande intensité dans la partie supérieure, on voit les cellules superficielles s'aplatir parallèlement à la paroi, tandis que celles de la base, qui ne sont pas gênées dans leur développement, arrondissent et gonflent leur surface libre.

La coupe longitudinale de l'ensemble permet alors de recon-

naître un commencement de différenciation interne que l'aspect extérieur laisse à peine entrevoir. La masse a généralement une forme triangulaire ; à la partie inférieure, vers le centre, se dessine un mamelon faiblement proéminent qui constitue le tissu propre de l'embryon (fig. 119 et 120).

La prédominance d'accroissement du suspenseur, déjà très marquée à ce moment, est portée dans la suite à un tel point, que cet organe atteint des proportions dont on ne connaît pas d'exemple.

La marche de ses segmentations n'a rien de régulier. A la surface, les cellules se ballonnent lorsque la cavité s'est suffisamment élargie ; des cloisons obliques ou même tangentielles s'y produisent ; à l'intérieur, les lignes primitives de segmentation ont entièrement disparu, le volume relatif des cellules est très variable.

Ce suspenseur, parvenu à ses dimensions définitives, est énorme. On y compte plusieurs centaines de grosses cellules d'un aspect tout particulier. Le protoplasma qui les remplit a une teinte d'un jaune très clair ; ses granulations sont uniformément réparties autour d'un gros noyau central. La masse entière fixe énergiquement les matières colorantes employées comme réactifs des substances albuminoïdes.

C'est alors que le petit mamelon embryonnaire se différencie du tissu qui l'entoure partiellement par ses cellules plus petites et par l'apparition, dans la couche externe, de quelques cloisons tangentielles. Il est cependant encore peu proéminent, et souvent les grosses cellules globuleuses du suspenseur le surplombent latéralement et descendent même plus bas que lui dans la cavité du sac embryonnaire.

Peu à peu il s'allonge en divisant activement son assise superficielle et les cellules qu'elle recouvre. Dans la partie supérieure, un passage presque insensible s'établit entre son tissu propre et celui du suspenseur. L'épiderme ne s'individualise que tardivement, à l'époque où le mamelon primitif a pris la forme d'un embryon globuleux réuni par un isthme

large à la masse volumineuse qui le surmonte. Dès lors l'embryon seul va s'accroître (fig. 121 et 123).

Il est un point sur lequel il importe de fixer l'attention dès à présent, c'est que l'albumen n'est encore représenté que par des noyaux libres sur la paroi du sac embryonnaire.

Le *Cytisus laburnum* L. n'est pas la seule espèce qui possède un tel mode de développement. On le retrouve à peu près identique dans le *C. alpinus* Mill., le *C. Alschingeri* Vis.; j'ai figuré l'embryon de cette dernière espèce pour montrer comment les divisions se produisent dans la couche superficielle, parce que la marche en est généralement plus facile à suivre que dans la première espèce (fig. 122).

En présence d'une semblable évolution embryonnaire, il n'était pas sans intérêt d'étudier avec attention la nature des cellules du suspenseur, leur contenu aux différentes périodes du développement et les changements qui devaient s'y manifester dès le jeune âge jusqu'au moment de leur inactivité fonctionnelle ou de leur résorption. Cet examen, joint à celui des rapports qui me paraissent exister entre cet organe et l'albumen, permet, à mon avis, d'assigner un rôle physiologique à cette formation remarquable à d'autres égards.

Durant les premières phases de l'accroissement, la paroi des cellules est délicate et se sépare difficilement du contenu protoplasmique; la cellulose y apparaît de bonne heure dans toutes les parties. Plus tard, les cellules du suspenseur semblent même épaissir leurs membranes, surtout dans l'intérieur de la masse, où elles se montrent souvent ondulées ou courbées, par suite de la pression réciproque qu'elles exercent les unes sur les autres; mais les membranes sont en réalité plus molles et se dissolvent rapidement au contact de l'acide sulfurique étendu; le chloro-iodure de zinc leur communique une teinte violacée. Elles apparaissent ainsi comme formées d'une substance qui, après avoir offert d'abord la réaction très nette de la cellulose, change insensiblement de nature, à mesure que le contenu des cellules subit lui-même une métamor-

phose parallèle. C'est, en somme, une gélification qui commence à l'intérieur de l'organe.

Avant que le suspenseur ait atteint son volume définitif, on y voit apparaître de nombreux globules huileux, facilement reconnaissables à leur contour et à leur réfringence, en même temps qu'à la coloration noire qu'ils prennent en quelques instants au contact de l'acide osmique. Ces globules sont nombreux dans chaque cellule et parfois très gros ; ils sont répandus assez régulièrement dans tout l'organe et tantôt disparaissent entièrement, tantôt se retrouvent encore en nombre variable avant la gélification des parois cellulaires (fig. 124).

Si l'on remarque qu'ils s'accumulent dans les cellules durant le cours du développement du suspenseur et que leur résorption précède souvent les premiers symptômes du changement d'état du protoplasma qui les accompagne, il n'est guère permis de les considérer comme un produit de désorganisation du contenu des cellules. Il est vrai qu'à une période plus avancée il se produit assez fréquemment une véritable dégénérescence graisseuse, pendant laquelle les globules s'accolent en amas diffluents, alors que les noyaux des cellules sont encore intacts. Mais, malgré ce phénomène ultime, dû à l'accumulation considérable du protoplasma dans tout l'organe, il me semble plus rationnel de les considérer, tout au moins partiellement, comme une des formes multiples que peuvent affecter les matériaux nécessaires à la constitution des tissus embryonnaires. Peu importe, d'ailleurs, qu'au terme de sa période de vitalité, le suspenseur subisse cette transformation spéciale ; le contenu tout entier de ses cellules n'en concourt pas moins à la nutrition du jeune être en voie de formation.

J'ai d'ailleurs vu parfois, dans ce même organe, des grains amylacés accompagner les globules huileux et disparaître avant sa destruction.

Il est plus rare de trouver les mêmes substances dans les espèces voisines. Quant aux matières protéiques de réserve, telles que l'aleurone, qu'on rencontre en si grande abondance

dans les embryons des Légumineuses à un âge avancé, il n'en existe jamais dans le suspenseur.

Ces observations auraient moins d'intérêt si les relations qui existent la plupart du temps entre l'embryon et les tissus qui l'accompagnent ordinairement se rencontraient dans le cas actuel. Il est à remarquer, en effet, que l'albumen du Cytise se forme tardivement, et seulement après la résorption d'une grande partie du contenu des cellules du suspenseur. D'ailleurs, puisque durant la croissance de l'embryon la plus grande partie des éléments nutritifs lui est transmise sous la forme de glucose en dissolution dans toutes les parties de l'ovule, traversant les membranes cellulaires pour arriver jusqu'à lui, il est naturel de supposer que ce passage s'effectue ici à travers le suspenseur principalement, puisque cet organe est seul en contact avec l'embryon isolé pour ainsi dire dans la cavité du sac embryonnaire encore dépourvu de l'albumen. La réaction du glucose est, en effet, très prononcée dans les cellules du suspenseur. On conçoit en outre que, durant ce passage, les matières nutritives puissent s'y déposer temporairement sous l'une ou l'autre des formes indiquées, puisqu'il existe entre l'amidon, les substances grasses et le sucre une parfaite équivalence physiologique. Comme dans tous les tissus en voie de développement, l'amidon est très abondant dans les différentes parties de l'ovule, et surtout dans le funicule et la partie adjacente.

Les cellules de ce vaste placenta, tout en se remplissant avec l'âge de granulations nombreuses, conservent longtemps leurs noyaux pourvus chacun d'un gros nucléole. Peu à peu ces noyaux perdent de leur densité, tout en gardant leur contour arrondi ; leur substance se fond insensiblement dans le protoplasma environnant. Quelques granulations apparaissent en même temps dans le nucléole, qui s'élargit en prenant des formes irrégulières, pour offrir ensuite l'aspect réfringent de la substance ambiante. Finalement, il ne reste plus à l'intérieur de la cellule que des amas granuleux, jaunâtres, résultant de la désorganisation du protoplasma. Ces modifications commen-

cent généralement dans les cellules moins gonflées et moins volumineuses de la partie centrale.

Pendant ce temps, les noyaux libres sur la paroi du sac embryonnaire se multiplient au voisinage du suspenseur. Rapprochés d'abord deux à deux, lorsqu'on les observe après que les divisions viennent d'avoir lieu, on les voit bientôt en très grand nombre et à très peu de distance les uns des autres (1). Alors apparaissent les premières cloisons dans le protoplasma de la paroi, sur le trajet des filaments souvent peu visibles qui relient les noyaux. Les lignes de séparation sont épaisses à l'origine et forment des aréoles entièrement remplies par le noyau et le protoplasma qui l'environne. Ces aréoles se changent bientôt en cellules à parois minces. Le tissu commence au contact du suspenseur qui remplit le sommet de la cavité ; il entoure d'abord l'embryon globuleux isolé jusque-là sur la ligne médiane du sac embryonnaire, pendant que de nouvelles lignes de séparation se forment à quelque distance sur la paroi. Le tissu né de la sorte à la périphérie, s'accroît désormais en direction centripète et s'avance en même temps dans la partie profonde du sac embryonnaire ; ses cellules sont d'autant plus grandes qu'on s'éloigne davantage de la périphérie.

Le processus de la division des cellules diffère peu de celui qu'on remarque chez les Mimosées ou les Cæsalpiniées. La plaque cellulaire se met d'abord en contact avec l'une des parois ; le tonneau s'avance jusqu'à une faible distance de l'autre côté, grâce à la formation de nouveaux filaments empruntés au protoplasma de la cellule ; le contact s'établit avec la paroi opposée par l'interposition d'un petit amas de protoplasma

(1) J'ai remarqué que, dans le *Crotalaria incana*, les noyaux libres sur la paroi du sac embryonnaire, au sommet, sont presque constamment ovoïdes et pourvus de deux nucléoles ; parfois même on les voit s'allonger et sur le point de se partager en deux parties. Ils présentent alors le même aspect que les noyaux du suspenseur des Viciées, mais ils ne subissent pas de fragmentation : bientôt le protoplasma ambiant se dispose en filaments autour d'eux et les lignes de séparation se montrent sur la paroi du sac embryonnaire.

offrant quelques granulations plus grosses que celles de l'intérieur du tonneau et dans lequel se complète la plaque cellulaire.

Les noyaux libres qui occupaient dès l'origine la partie profonde du sac embryonnaire se détruisent avant que le tissu de l'albumen arrive jusque-là. Ils atteignent parfois un volume très notable et présentent les formes les plus variées dans le cours de leur résorption. Au nucléole unique primitif succèdent de gros grains brillants qui s'éloignent les uns des autres, en même temps que la substance du noyau se partage entre eux en fragments de volume variable avant de disparaître dans le protoplasma ambiant.

Lorsque l'albumen a rempli complètement la cavité, quelques grains amylacés se montrent dans les cellules des assises cellulaires externes ; les assises internes se résorbent à mesure que l'embryon développe ses cotylédons. A la maturité, il ne reste de l'albumen que quelques couches déformées sur les deux faces de la graine.

Les caractères que j'ai signalés dans l'embryon du *Spartium* quant à la marche des segmentations, aux différenciations internes, à l'origine de la coiffe et aux rapports des tissus, se retrouvent à peu près identiques dans le Cytise. Il m'a semblé toutefois que la coiffe apparaissait plus tardivement et que les couches corticales se continuaient plus longtemps au sommet sans subir de dédoublements. J'ai cru remarquer aussi que, dans le jeune âge, l'orientation des cotylédons était assez variable et que, souvent, le plan qui les sépare ne coïncide pas avec le plan de symétrie, comme si les rapports normaux avaient été troublés dès le début par le développement exagéré du suspenseur.

2° Section des ANTHYLLIS.

Je ne parlerai pas du sac embryonnaire dont la formation et le développement sont les mêmes que dans les exemples qui précèdent. Mais la structure du proembryon est spéciale à ce genre et mérite une mention particulière.

Nous venons de voir que, dans les Cytises et les genres voisins, les deux parties constitutives du proembryon pouvaient ne se différencier qu'à une époque fort tardive, après avoir atteint un assez grand développement, et que la confusion des tissus ne permettait pas d'y reconnaître les relations anatomiques dont l'existence a été généralisée par quelques auteurs.

L'*Anthyllis tetraphylla* L., que je prendrai pour exemple, présente au contraire une distinction très nette dès le début entre l'embryon et le suspenseur. Ce dernier organe rappelle jusqu'à un certain point, par son aspect extérieur, celui du *C. laburnum*, mais il se constitue d'une façon toute spéciale.

Les premières divisions de la cellule fécondée donnent naissance à un proembryon dont l'étage supérieur, représentant le suspenseur, comprend quatre cellules, et dont l'inférieur est réduit à l'unique cellule mère de l'embryon (fig. 125).

Le premier grossit considérablement et partage chacune de ses cellules en deux ; les huit cellules ainsi formées ne se divisent que rarement dans la suite ; elles se gonflent à tel point qu'elles n'adhèrent les unes aux autres que vers le centre de l'organe. Ces grosses vésicules ne possèdent chacune qu'un seul noyau entraîné vers la paroi par le protoplasma qui s'y accumule en une couche épaisse. Le suspenseur occupe ainsi la presque totalité de l'espace libre au sommet du sac embryonnaire (fig. 126).

La cellule mère de l'embryon, située exactement sur la ligne médiane, présente un mode de division caractéristique. La première cloison longitudinale, formée dans le plan de symétrie de l'ovule, n'est pas visible dans la figure 125, son existence n'est indiquée que par la présence de deux noyaux. Une seconde cloison longitudinale apparaît dans un plan perpendiculaire au premier, puis il se fait une partition horizontale médiane dans chaque cellule : on a ainsi un petit embryon globuleux et régulier. Mais les divisions qui suivent ne se montrent pas parallèlement à la surface et dirigées à 45 degrés par rapport aux premières ; elles sont horizontales et communiquent

au globule primitif l'aspect d'une petite masse allongée, à symétrie bilatérale dans la figure 126.

Cet embryon n'adhère à son support que par ses deux cellules supérieures, entourées par les énormes vésicules qui le recouvrent partiellement. Il offre, par conséquent, une indépendance presque complète vis-à-vis du suspenseur.

Vers le centre, de chaque côté de la ligne médiane, apparaissent en premier lieu des cloisonnements parallèles à la surface, isolant à l'extérieur une première assise, dans laquelle quelques divisions tangentielles se produiront encore avant la différenciation définitive de l'épiderme. Les cellules supérieures, adjacentes au suspenseur, n'offriront qu'un petit nombre de divisions, lorsque l'embryon aura pris la forme globuleuse

Remarquons qu'il n'existe encore à la périphérie de la grande cavité, due à la résorption presque complète du nucelle même à la base, qu'un petit nombre de noyaux endospermiques également répartis sur toute la paroi du sac embryonnaire.

L'embryon est ainsi suspendu et isolé comme celui du Cytise. Les substances plasmiques sont également très abondantes dans les grosses cellules qui le surmontent, mais on n'y trouve ni globules huileux, ni grains amylacés ; les parois cellulaires restent constamment délicates, quoique de nature cellulosique; à la fin elles se gélifient, comme la substance qu'elles renferment, en un laps de temps plus court que dans le cas précédent.

Alors se forment, autour des noyaux libres sur la paroi, les premières cloisons du tissu de l'albumen. Leur apparition n'est pas localisée, comme dans la presque totalité des Légumineuses, au sommet du sac embryonnaire : le tissu naît presque simultanément sur toute la périphérie, aussi bien dans la région chalazienne que dans la région micropylaire ; et comme sa formation est plus lente que dans la plupart des cas, on peut en observer plus facilement les différentes phases. Cette espèce m'a paru se prêter mieux que beaucoup d'autres parmi les Papilionacées à l'observation de la division des noyaux dans le sac embryonnaire.

Tant que l'embryon n'a pas atteint ses dimensions définitives, l'albumen a les caractères d'un tissu à parois cellulaires délicates ; mais plus tard il change de nature et offre un contraste inattendu avec ce qu'on observe non seulement dans les Génistées, mais encore dans la plupart des Papilionacées. Bien plus, tandis que les espèces du même genre que j'ai examinées ne présentent à la maturité que quelques assises d'albumen persistant, à parois peu épaisses, l'*A. tetraphylla* possède un véritable albumen corné, comparativement aussi développé que celui du Caroubier ou du *Cercis* et d'une épaisseur égale à celle des cotylédons dont il revêt la face dorsale.

Dans les assises internes en contact avec l'embryon, les parois cellulaires se sont tellement dilatées que la cavité primitive et le contenu de la cellule ont entièrement disparu ; dans les assises externes, la cavité fort rétrécie et irrégulière contient, outre le noyau altéré dans sa forme, des grains protéiques d'aleurone.

L'existence d'un albumen dans cette espèce, à laquelle les espèces voisines ne sont nullement comparables à ce point de vue, donne à croire qu'on aurait tort d'en tirer même un caractère de genre chez les Légumineuses.

Je n'ajouterai que quelques mots sur la structure anatomique du pivot de l'*Anthyllis :* c'est que les assises de l'écorce se distinguent au plus haut degré des assises de la coiffe et qu'en raison du faible volume de l'extrémité radiculaire, les dédoublements successifs de l'épiderme dont elle tire son origine peuvent être très facilement suivis jusqu'au sommet.

3° Section des ONONIS.

Les ovules de toutes les espèces que j'ai examinées présentent à l'observation de grandes difficultés, en raison de la quantité considérable de granulations plasmiques et chlorophylliennes qu'ils renferment dans toutes leurs parties.

Le nucelle est petit, conique, formé seulement de trois assises cellulaires limitées par l'épiderme au moment de la division de la cellule axile sous-épidermique primitive. Avant

qu'il soit recouvert par les téguments, la cellule apicale se dédouble horizontalement en deux cellules superposées.

La cellule subapicale, plus grande, se remplit de grains plasmiques brillants au sein desquels le noyau est à peine visible. Elle s'agrandit encore un peu, puis reste stationnaire jusqu'à ce que les téguments aient enveloppé complètement le nucelle. Par suite de l'allongement de ce dernier, elle se trouve bientôt reportée à une distance notable de la base. Les granulations vertes s'y accumulent de plus en plus, tandis qu'elle repousse le tissu toujours très mince qui l'entoure. Elle ne m'a pas offert de division transversale ; elle serait donc dès l'origine cellule mère du sac embryonnaire.

Vers l'époque de la fécondation, les ovules ont un long raphé et sont voisins de l'anatropie ; le nucelle est presque entièrement résorbé et la cavité longue et rétrécie du sac embryonnaire est limitée par le tégument interne qui a pris un développement particulier. L'assise externe primitive de cette enveloppe s'est dédoublée en plusieurs couches de cellules rectangulaires à grand axe longitudinal ; l'assise interne, au contraire, demeurée simple, épaissit et élargit ses cellules dans le sens transversal pour former un revêtement particulier au sac embryonnaire (1).

L'œuf fécondé donne naissance à un proembryon construit sur un type spécial, dont les Légumineuses ne nous ont pas encore offert d'exemple. Ses cellules sont disposées en une seule file en nombre variable suivant les espèces, mais assez constant dans chacune d'elles considérée isolément ; elles se forment avec une grande rapidité.

Dans l'*Ononis fruticosa* L., le proembryon naît de bipartitions successives et se compose de huit cellules superposées

(1) Dans les ovules monochlamydés des Gamopétales, les cellules de l'assise interne du tégument en contact avec le nucelle s'allongent radialement et se cloisonnent dans le sens horizontal pour constituer une couche de revêtement, soit au nucelle, soit au sac embryonnaire après la destruction du tissu nucellaire. M. Warming la considère comme caractère exclusif des Monochlamydées (*De l'Ovule*, p. 235).

dont la dernière est la cellule mère de l'embryon (fig. 127-134). Tandis que celle-ci reste fort petite, les sept autres prennent la forme de tonneaux disposés en chapelet, n'adhérant les uns aux autres que par une faible surface et présentant tous à peu près le même volume.

Le contenu de ces cellules offre une disposition assez curieuse et constante dans l'espèce dont il s'agit. La paroi est très mince et bleuit difficilement par les réactifs de la cellulose; le plasma qui remplissait la cavité à l'origine se condense vers la périphérie et forme là un réseau des plus élégants à petites aréoles, qui en occupent toute la surface interne. Au centre de chacune de ces aréoles se trouve généralement une granulation plus grosse que celles de la substance qui constitue les mailles du réseau. Chaque cellule ne contient qu'un gros noyau placé à égale distance des deux extrémités, soit au centre, soit sur le côté (fig. 133).

Le nombre de ces cellules peut se réduire jusqu'à l'unité. Ainsi, il est de six dans l'*O. ornithopodioides* L., mais il y a dès l'origine deux cellules mères de l'embryon; le nombre total des cellules du proembryon est donc le même que précédemment. Il est le plus souvent de cinq dans l'*O. arragonensis* Asso., de trois dans l'*O. natrix* L., l'*O. mitissima* L., parfois d'une seule dans l'*O. alopecuroides* L. où cependant le nombre trois est le plus fréquent. La cellule mère est unique dans ces espèces. On remarque donc, à travers quelques variations accidentelles, que le proembryon est normalement formé d'un nombre pair de cellules. Le cas le plus général est celui d'un suspenseur à trois cellules, terminées par la cellule mère qui ne se différencie qu'au moment où un nombre déterminé de bipartitions a constitué le proembryon caractéristique de chaque espèce. Si, au contraire, le nombre des cellules du suspenseur est pair et que la cellule mère soit unique, celle-ci paraît avoir été isolée dès la première bipartition de la cellule fécondée.

Lorsque les cellules sont ellipsoïdes et par suite moins largement unies à leurs extrémités, le petit embryon lui-même

n'adhère que faiblement à son support. Plus le nombre en est réduit, plus elles sont courtes et larges, et plus aussi l'adhérence est grande avec l'embryon, comme chez l'*O. alopecuroides* (fig. 135-139).

Le suspenseur conserve son activité vitale jusqu'à l'apparition du tissu de l'albumen au sommet du sac embryonnaire. Alors le contenu des cellules se change en globules plasmiques réfringents et se résorbe peu à peu.

Les dimensions variables qu'il présente sont, au moins en partie, sous la dépendance de la forme de l'ovule et de la longueur relative que prendront les deux moitiés de la cavité lorsqu'elle s'incurvera de plus en plus. Les rapports changent d'une espèce à l'autre, mais ils ne suffisent cependant pas à donner la raison des variations qu'on observe à cet égard dans des espèces voisines.

Quant à l'embryon, le genre tout entier est un de ceux où la marche des segmentations est la plus régulière.

La première cloison apparaît, il est vrai, lors même qu'il n'y a qu'une seule cellule mère, tantôt dans le sens longitudinal, tantôt dans le sens transversal. Mais, comme chez les Viciées, le premier cas est de beaucoup le plus fréquent et constitue la règle générale.

Dans aucun cas, la cellule du suspenseur adjacente à l'embryon ne contribue à la formation de la portion terminale de l'axe. Il suffit de jeter les yeux sur l'une des figures d'*O. fruticosa* pour voir que le suspenseur constitue un organe indépendant pour ainsi dire, ne changeant en aucun point sa structure primitive. Il en est de même dans les espèces où le suspenseur est plus largement uni à l'embryon; l'*O. alopecuroides* va nous en donner la preuve.

L'accroissement de l'axe prédomine à tel point sur celui des cotylédons, que la différenciation du cylindre central et de l'écorce est complète avant que les cotylédons aient atteint la moitié de la longueur de l'axe (fig. 139). La dernière cellule du suspenseur s'enfonce dans les tissus et se trouve bientôt entourée par les assises périphériques appartenant à la couche

corticale. L'axe se trouve ainsi creusé à son extrémité et on pourrait croire au premier abord que la cellule, enfoncée profondément dans les tissus, va se diviser à un moment donné, pour former à la fois des cellules de clôture et une partie de la coiffe, à la façon de l'hypophyse du *Capsella*. Il n'en est rien cependant, et même s'il devait en être ainsi, on pourrait s'étonner de la trouver encore indivise à une époque où les différenciations internes sont déjà si avancées. Je n'ai vu que très rarement quelques divisions longitudinales y apparaître tardivement, comme s'il y avait eu une tendance à la formation d'une partie de la radicule (c'est le cas de la figure 139); mais les quatre ou cinq cellules ainsi formées ne se divisaient plus et ne remplissaient pas, même partiellement, le rôle assigné à l'hypophyse.

On voit l'assise péricambiale se continuer jusqu'au sommet du cylindre central et le recouvrir presque entièrement, alors que l'assise génératrice transverse ne compte encore que quatre ou cinq couches de cellules horizontales. Sur les côtés, l'épiderme s'est dédoublé à peu de distance de la grande cellule du suspenseur et a donné la première assise de la coiffe.

Peu à peu l'excavation primitive est remplie par les couches formées grâce aux divisions de l'assise génératrice; mais l'axe reste longtemps encore tronqué à son extrémité.

Ainsi, dans le cas actuel, l'embryon n'a pas plus de relations nécessaires avec le suspenseur qu'il n'en avait dans les Viciées.

Quant à l'accroissement ultérieur, on remarque que le cylindre central reste toujours fort étroit par rapport à la couche corticale. La coiffe elle-même ne présente qu'une très faible épaisseur, en comparaison de ce qu'on observe ailleurs; elle est très nettement différenciée à l'égard de la couche épidermique qui la fournit en grande partie. C'est assurément un des types les plus instructifs dans l'étude du développement et des rapports des tissus à l'extrémité de l'axe.

Il n'est pas moins intéressant au point de vue de la division des noyaux dans le sac embryonnaire et de l'apparition des

cloisons dans la formation du tissu de l'albumen. Ces noyaux sont assez gros et leur évolution peut être facilement suivie à l'aide des préparations à l'alcool absolu.

J'ai représenté les deux manières d'être du phénomène dans deux espèces voisines; mais elles peuvent aussi se rencontrer dans la même espèce.

La figure 140 montre une partie de la paroi supérieure du sac embryonnaire de l'*O. arragonensis*, au moment où les noyaux, encore peu nombreux et éloignés les uns des autres, étaient entrés en division, ceux du haut présentant un stade moins avancé que ceux du bas. La plaque nucléaire est remarquable par la grosseur de ses granulations, moins nombreuses que dans la majorité des cas analogues; le nombre des fils est peu élevé et semble proportionnel à celui des granulations. Après le partage de la plaque, les deux moitiés prennent la forme de croissants faiblement arqués, dont l'épaisseur augmente dès ce moment, car on les voit bientôt presque aussi larges que la plaque primitive. Les granulations n'y sont plus distinctes; l'action successive du carmin et du vert de méthyle leur communique néanmoins une teinte moins uniforme qu'à la plaque elle-même. De nouvelles granulations apparaissent quand les deux croissants sont parvenus aux pôles du fuseau. Là, elles grossissent en diminuant de nombre et font place ensuite à un nucléole unique, lorsque chacun des nouveaux noyaux a pris la forme arrondie. Sur l'un des côtés de la figure est un noyau adulte avec sa grosseur et son aspect ordinaire. Il n'apparaissait pas de plaque cellulaire au dernier stade de la division.

Pour la naissance des premières cloisons, de nouveaux filaments doivent se former dans le protoplasma à la périphérie des noyaux. C'est ce qu'on remarque dans la figure 141, où les noyaux ne sont pas équidistants et où quelques lignes granuleuses se montrent à l'équateur de fils très fins, tandis qu'à côté les fils commencent à peine à se dessiner en rayonnant autour des noyaux. Ces lignes entourent d'abord plusieurs noyaux, qui ne sont séparés qu'un peu plus tard les uns

des autres. Ce processus n'est pas très fréquent dans la formation du tissu de l'albumen, car les cloisons se montrent en général simultanément sur un même point de la paroi.

La formation des cloisons a lieu d'une façon différente dans l'*O. geminiflora* Lagasc.; elle est représentée dans la figure 142. La préparation à laquelle elle a été empruntée offrait vers le bas de nombreux noyaux parvenus pour la plupart au stade qui a été dessiné pour quelques-uns. Les filaments connectifs sont très visibles entre chaque moitié de la plaque arrivée au pôle. Peu à peu même ces filaments se courbent en dehors et communiquent à l'ensemble l'aspect de tonneau au lieu de disparaître comme dans le cas précédent au fur et à mesure que les noyaux jumeaux se constituent. Bientôt se montre à l'équateur une plaque cellulaire, qui ne tarde pas à s'organiser en une cloison, se réunissant aux cloisons formées de la même façon dans son voisinage. Chaque noyau entre encore en division, avant que ses granulations du dernier stade aient fait place à un ou deux nucléoles. Vers le haut de la figure, à gauche, est un de ces noyaux dont la substance granuleuse s'oriente pour former le fuseau et se rassembler en une plaque nucléaire.

On voit par conséquent que, dans l'*O. geminiflora*, la plaque cellulaire apparaît dès le dernier stade du phénomène entre les noyaux en division; elle ne se détruit pas comme cela arrive assez fréquemment avant le moment où les cloisons doivent se montrer, pour se reformer plus tard sur le trajet de nouveaux filaments dus à l'activité du protoplasma qui sépare les noyaux.

4° Section des LUPINS.

J'ai déjà fait mention, au début de ce travail, des observations très détaillées de M. Hegelmaier, sur quelques espèces du genre *Lupinus*, et des résultats surprenants auxquels cet auteur est arrivé.

Il devenait indispensable de les soumettre d'abord à une vérification très attentive et d'étendre ensuite les recherches à

un plus grand nombre d'espèces, afin d'arriver à une vue d'ensemble et de pouvoir ensuite, par la comparaison des phénomènes observés dans ce genre avec ceux qu'on rencontre dans les groupes voisins, donner de cette question une solution définitive.

L'exposé qui va suivre ne laissera, je l'espère, aucun doute sur la nature réelle des phénomènes qui s'y rencontrent et qu'on a cru si différents de ceux que présentent les autres Angiospermes. Mais avant d'entrer dans les détails nécessairement assez étendus que réclame cette étude, il est nécessaire de rappeler l'état de la question.

Hofmeister, dont les observations sont généralement fort exactes, avait déjà reconnu les difficultés de l'examen du développement de l'embryon, mais il n'avait pas trouvé de différences essentielles entre le Lupin et les autres plantes.

Selon cet auteur (1), « les vésicules embryonnaires du Lupin (*Lupinus hirsutus*, *Cruikshankii*), peu développées, sont situées au-dessous du micropyle, mais un peu latéralement ; un peu plus profondément se trouve le noyau primaire du sac embryonnaire. Le tube pollinique s'insinue entre le mamelon ovulaire et le tégument et atteint la paroi latérale du sac embryonnaire, ou bien il perce le tissu du mamelon ovulaire pour arriver jusqu'au sac. Ce tube présente des courbures particulières. Les divisions de la cellule fécondée se font par segmentations transversales successives ; mais la manière d'être des cellules du proembryon en rend l'étude fort difficile ; elles n'ont pas de membrane cellulaire et se liquéfient au contact de l'eau ; il en est de même pour les cellules de l'albumen. Lorsque l'embryon se développe, à l'extrémité du suspenseur, les cellules de celui-ci acquièrent des membranes fermes ; un léger contact suffit pour les détacher les unes des autres et les répandre dans la masse confuse des cellules qui occupent alors tout le sommet du sac embryonnaire. »

M. Hegelmaier a observé des phénomènes tout différents ;

(1) Hofmeister, *Neuere Beobacht. über Embryobild. der Phanerog.;* dans *Pringsh. Jahrb.*, t. I, 1858, p. 102.

il ne peut s'expliquer comment Hofmeister est arrivé à ces résultats (1). En examinant d'abord le *L. varius* L., puis les trois espèces, *L. mutabilis* Sw., dont le *L. Cruikshankii* est une variété, *L. luteus* L. et *L. polypyhllus* Dougl., il rencontre des formations de nature inconnue.

Les Lupins ne se ressemblent même pas entre eux en ce qui concerne la structure et la position de l'appareil destiné à fournir l'embryon, aussi bien que la constitution de l'embryon lui-même. Les ovules diffèrent à d'autres égards : ainsi le *L. varius*, le *L. mutabilis* et le *L. polyphyllus* n'ont qu'un seul tégument ovulaire, tandis qu'il en existe deux chez le *L. luteus*.

Le sommet du sac embryonnaire est occupé par deux vésicules qui disparaissent après le contact du boyau pollinique et représentent probablement les synergides ; l'œuf ne se rencontre pas en ce point.

Les espèces forment deux groupes distincts offrant chacun des particularités caractéristiques durant le cours de la formation de l'embryon et de l'albumen. Le premier comprend les trois espèces à tégument unique, le second n'est représenté que par la quatrième espèce pourvue de deux téguments.

Si l'on examine les ovules au moment où la corolle va s'ouvrir et où les anthères ont déjà répandu leur pollen, on trouve à quelque distance des synergides le noyau du sac embryonnaire. Quant aux formations cellulaires spéciales au contact desquelles l'embryon doit prendre naissance, elles sont situées dans le plan médian du sac embryonnaire, sur la paroi concave antérieure, dans le point de la plus grande courbure chez les espèces du premier groupe, plus près du micropyle chez le *L. luteus*. L'auteur les étudie surtout dans le *L. varius*.

Là, dans un protoplasma dense et finement granuleux, se trouvent des noyaux dont le nombre est difficile à déterminer dans le principe, mais qui paraissent être de dix dans la suite du développement. On ne saurait dire encore s'ils se partagent

(1) Hegelmaier, *Zur Embryogenie und Endospermentwickelung von Lupinus* (*Bot. Zeit.*, 1880).

le protoplasma de la paroi contre laquelle ils sont placés, car il n'y a aucune trace de membrane cellulaire; mais, comme chacun d'eux devient plus tard le centre d'une cellule parfaitement individualisée, on peut dès à présent les considérer comme de vraies cellules. Quant à l'œuf, il est représenté par la dernière cellule de cet appareil, la plus rapprochée de la chalaze, et que rien ne distingue d'ailleurs de ses voisines.

Si maintenant, dit l'auteur, on examine la position et le sort de celles-ci, dont le nombre est par conséquent de neuf, on remarque qu'au voisinage du sommet de la cavité il en est trois, parmi lesquelles deux seulement sont visibles et séparées du reste de l'appareil. M. Hegelmaier les appelle *cellules compagnes* (*Begleitzellen*); les six autres, qu'on aperçoit rarement toutes à la fois sur la même coupe, plus rapprochées de l'œuf, peuvent prendre le nom d'*appareil des cellules voisines* (*Nebenzellenapparat*).

L'auteur se demande s'il faut considérer les trois premières comme des antipodes susceptibles d'acquérir un certain développement à la suite de la fécondation, comme il arrive parfois dans quelques plantes. Une telle assimilation n'est évidemment pas possible, dit-il, dans le sens topographique, mais seulement en tant qu'il s'agirait là de formations rudimentaires.

Pour se faire une opinion sur ce point, il a tenté d'examiner le sac embryonnaire à une époque antérieure, mais il n'est arrivé à aucun résultat. Il reconnaît en outre qu'aucune des opinions émises dans ces dernières années par M. Strasburger et par M. Vesque sur le sac embryonnaire ne peut suggérer à cet égard une explication rationnelle.

Ces trois cellules existent constamment dans le *L. varius*, mais jamais dans le *L. polyphyllus*. Elles sont le siège d'une production spéciale, qui consiste en ce qu'il s'élève de l'une d'elles une sorte de ballon volumineux constitué par du protoplasma englobant un grand nombre de noyaux. Ce ballon se détache facilement dans les préparations et tombe dans la cavité du sac embryonnaire. Quant aux deux autres cellules, elles ne donnent rien de semblable et sont formées d'une sub-

stance molle entourant un gros noyau central. M. Hegelmaier ne peut indiquer ni la nature ni le sens de ces phénomènes.

Le *L. mutabilis* se comporte de même que le *L. varius*. Mais, dans cette espèce, les cellules voisines sont elles-mêmes l'objet d'une transformation particulière. Pendant que l'embryon se développe, il se forme sur la paroi concave du sac embryonnaire un système de ramifications, composé d'un cordon central, terminé en cæcum à ses deux extrémités, d'où partent des cordons latéraux, au nombre de quatre ou cinq, qui font plus ou moins saillie dans la cavité. Le protoplasma de ces ramifications est formé de granulations qui grossissent peu à peu, s'accumulent à la périphérie en une couche condensée, mais sans donner une membrane cellulaire véritable. Chacun des cordons latéraux contient un noyau cellulaire. L'œuf est enclavé en un des points d'embranchement du système de ramifications, à la base d'un de ces cordons, par conséquent vers la ligne médiane.

Dans la suite, le système se transformera en un ensemble de cellules parfaites, à parois résistantes. Malgré leur disposition différente, leur forme allongée et leur nombre plus élevé que dans le *L. varius*, elles apparaissent finalement constituées de la même façon que dans cette espèce.

M. Hegelmaier étudie ensuite le *L. luteus*, qui forme un type distinct. Il a vu l'embryon, formé de deux cellules très petites, placé contre la paroi, à côté des cellules voisines isolées les unes des autres et dépourvues de membrane. Plus tard, cet embryon se développe à une moins grande distance du micropyle que dans les espèces précédentes, par suite d'une sorte de retrait du protoplasma dans cette région. Des vacuoles se forment à partir de l'embryon jusqu'au sommet du sac embryonnaire; les noyaux endospermiques sont situés dans le protoplasma qui les sépare. L'albumen apparaît plus tard dans cette partie de la cavité, autour de l'embryon, et occupe ainsi la région supérieure du sac embryonnaire; dans les cas précédents, au contraire, il naissait loin du micropyle, en raison même de la position de l'embryon. Son mode de formation

différerait également de celui qu'on connaît dans les autres plantes.

Je laisse de côté pour le moment le résumé des idées de l'auteur sur ce dernier point, qui sera traité plus avantageusement dans l'exposé de mes observations à cet égard.

Tels sont les principaux faits admis par M. Hegelmaier. La naissance de l'embryon à une distance assez grande du micropyle n'en restait pas moins inexplicable, aussi bien que l'origine des cellules situées dans son voisinage ; tout au plus pouvait-elle se rattacher à quelque cas analogue à la formation des embryons adventifs qui venait d'être étudiée par M. Strasburger.

Ce dernier savant, étonné de pareilles anomalies et pensant qu'elles avaient peut-être quelque rapport avec une pluralité nucléaire analogue à celle qu'on observe dans d'autres cas, fit sur l'origine de l'embryon quelques observations qu'il exposa à la suite de ses recherches, déjà mentionnées, sur la division des noyaux (1). Les résultats sont, à peu de chose près, semblables à ceux que j'avais déjà obtenus sur des espèces différentes.

L'exposé des opinions de M. Hegelmaier montre suffisamment quel intérêt eût présenté d'abord la connaissance précise des formations dont le sac embryonnaire est le siège avant la fécondation, formations qui devaient apparemment se rattacher aux anomalies observées. La direction oblique des ovules par rapport au plan médian du carpelle, la coloration des tissus et le contenu granuleux des cellules ont empêché l'auteur d'arriver à des résultats satisfaisants.

Plus récemment, M. Marshall Ward a figuré dans le travail cité (2) un des états du sac embryonnaire à une époque antérieure à son développement complet ; mais les mêmes difficultés se sont présentées dans la recherche de l'état définitif.

Il est certain que, d'une façon générale, l'étude des Lupins

(1) Strasburger, *Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von Lupinus* (*Bot. Zeit.*, déc. 1880).

(2) Marshall Ward, *Journal of the Linnean Society*, vol. XVII, 1880.

est loin d'être facile. Cependant on peut suivre toutes les phases du développement de la cellule mère dans la plupart des espèces, en fixant et en orientant à volonté les ovules, lorsque les coupes longitudinales de l'ovaire ne donnent pas de bons résultats; l'emploi des liquides colorants est également indispensable.

Je décrirai d'abord le développement du sac embryonnaire dans le *L. polyphyllus* Dougl. Les mamelons ovulaires se montrent au nombre de dix à douze sur le placenta et présentent peu de temps après leur formation la structure indiquée dans la figure 143. L'épiderme recouvre cinq assises régulières, dont la médiane se termine au sommet par la cellule privilégiée. On voit déjà les divisions sous-épidermiques qui marquent l'origine de l'unique tégument; l'épiderme ne présente pas de cloisonnement oblique dans l'une des cellules latérales, comme pour la formation du tégument interne des ovules dichlamydés; il est soulevé par le tissu sous-jacent et ne se divise que radialement.

Dans les espèces de Lupins où le nucelle n'a qu'une seule enveloppe, elle est toujours représentée par le tégument externe qui s'épaissit considérablement; dans celles qui en ont deux, le tégument interne, toujours mince, a, comme d'ordinaire, une origine purement épidermique. Les premières sont les plus nombreuses parmi celles que j'ai examinées; ce sont, outre le *L. polyphyllus* Dougl., les suivantes : *L. varius* Gært., *L. mutabilis* Sweet., *L. Cruikshankii* Hook., *L. macrophyllus* Benth., *L. succulentus* Dougl., *L. elegans* Bot. Reg., *L. nanus* Dougl., *L. Hartwegii* Bot. Reg. Les secondes comprennent le *L. luteus* L., *L. angustifolius* L., *L. hirsutus* L., *L. pilosus* L., *L. subcarnosus* Benth., *L. albus* L. Dans cette dernière espèce, le tégument interne est fort peu développé et n'atteint souvent que la moitié de la longueur du nucelle. Quant à l'ordre d'apparition des deux enveloppes ovulaires, il est des cas où l'externe se montre avant l'interne.

La grande cellule axile sous-épidermique du *L. polyphyllus*

se partage transversalement en son milieu et donne la cellule apicale et la cellule subapicale. Les cellules adjacentes du nucelle ne présentent pas encore de cloisonnement tangentiel.

La cellule apicale se divise horizontalement à plusieurs reprises, comme l'indiquent les figures 144, 145, 146; des cloisons verticales viennent fréquemment subdiviser en leur milieu les nouvelles cellules, en même temps que des divisions tangentielles apparaissent dans les assises latérales du nucelle en direction centrifuge.

La cellule subapicale s'allonge et reste indivise dans la plupart des cas; on n'y rencontre que très rarement vers le haut une cloison transparente qui disparaît peu de temps après sa formation, par suite de l'agrandissement très rapide de la cellule mère. Celle-ci s'élargit dans sa partie supérieure en refoulant le tissu ambiant; les cloisons qui la surmontent se courbent vers le haut et prennent une grande réfringence; la dégénérescence atteint bientôt les cellules épidermiques elles-mêmes, qui toutefois ne se gélifient qu'un peu plus tard (fig. 146-151).

Ce qui n'est que l'exception dans cet exemple devient la règle générale dans le *L. luteus*.

La cellule apicale ne donne le plus souvent que deux cellules superposées, qui se subdivisent rarement dans le sens vertical. La cellule subapicale offre constamment vers le tiers supérieur une cloison transversale gonflée et brillante; la cellule mère renferme de nombreux globules huileux, noircissant en quelques instants au contact de l'acide osmique, et destinés à fournir les matériaux nécessaires à l'accomplissement des phénomènes qui vont bientôt se passer dans le sac embryonnaire.

Un degré de partition plus élevé de la cellule subapicale se remarque dans le *L. pilosus*, le *L. Hartwegii* et le *L. nanus*. Elle donne généralement trois cellules dont l'inférieure est la cellule mère. J'ai vu exceptionnellement, dans le *L. nanus*, l'avant-dernière devenir cellule mère et se développer en sac embryonnaire.

Avant la disparition complète des cloisons inférieures, qui se présentent finalement sous forme de lames épaisses et réfringentes, le noyau primaire du sac embryonnaire se divise. Le phénomène ne pourrait être observé sur le fait en raison de l'abondance des granulations plasmiques qui remplissent la cavité. Dans la figure 148, les deux nouveaux noyaux occupent les deux extrémités du sac et sont assez éloignés l'un de l'autre. Dans la figure 149, les huit noyaux sont plus gros : deux représentent déjà les synergides au sommet, sur le même plan, le troisième leur est accolé sur la ligne médiane ; les trois antipodes reposent dans le protoplasma de l'extrémité inférieure rétrécie ; les deux noyaux polaires se sont déjà rapprochés de la partie médiane pour se fusionner dans la bande protoplasmique qui les réunit. Le noyau secondaire reste quelque temps au centre ; il est remarquable par la grosseur de son nucléole. Dès ce moment, et j'insiste sur ce point, les antipodes deviennent méconnaissables ; on ne trouve bientôt plus au fond du sac embryonnaire que deux ou trois petits amas protoplasmiques qui se colorent encore vivement par le carmin, mais qui disparaissent bientôt dans la couche mucilagineuse qui revêt la paroi profonde.

D'ailleurs les quatre noyaux inférieurs manifestent presque immédiatement leur destinée future : celui qui doit contribuer pour moitié à la formation du noyau secondaire grossit notablement ; à peine s'est-il avancé vers le centre qu'il se distingue déjà des trois autres devenus désormais inutiles.

Cependant, le sac embryonnaire s'allonge rapidement à la base, tout en s'élargissant sur les côtés. La traînée protoplasmique médiane dans laquelle se trouvait le noyau secondaire se porte du côté de la convexité du tissu ovulaire, et dès lors c'est toujours du côté interne qu'on trouvera le noyau, à peu de distance du sommet. A ce moment, l'épiderme se résorbe, laissant à sa place une épaisse couche de protoplasma réfringent qui recouvre les synergides. Vers le tiers inférieur et dans la partie basilaire, il reste encore quelques assises de tissu nucellaire ; néanmoins le sac embryonnaire est plus large dans la partie inférieure.

Les deux synergides s'allongent, se creusent d'une vacuole vers la base et présentent une membrane que j'ai vue souvent, dans le *L. macrophyllus*, plus épaisse que dans la plupart des cas, aux approches de la fécondation. L'oosphère présente un aspect différent : insérée latéralement, elle descend beaucoup plus bas que les synergides et semble parfois dépourvue de membrane, sa surface n'étant alors limitée que par une simple condensation de la substance ; son noyau est situé vers la base dans la couche protoplasmique de la périphérie, et le centre de la cellule n'est occupé que par un protoplasma raréfié (fig. 151). On ne pourrait guère espérer, par l'examen des coupes pratiquées directement à travers des ovules frais, trouver facilement l'oosphère à sa place habituelle et juger de sa nature, ce qui explique peut-être la raison pour laquelle elle n'a jamais été aperçue au contact des synergides par M. Hegelmaier ; il est nécessaire de fixer le contenu du sac embryonnaire. Elle s'allonge parfois à tel point que son noyau se trouve placé à égale distance de la base des synergides et du noyau secondaire du sac embryonnaire auquel elle est reliée par une épaisse traînée protoplasmique.

J'ai suivi le développement de la cavité embryonnaire et de son contenu dans un certain nombre d'espèces sans y rencontrer d'anomalies : fait essentiel, qui devait avant tout être établi avec une entière certitude.

Quand la fécondation est proche, le protoplasma du sac embryonnaire est riche en granulations accumulées surtout contre les parois, et souvent en petits globules huileux de couleur jaune, dont le contour et la réfringence, à défaut des réactifs, indiqueraient suffisamment la nature ; ces globules ont parfois aussi une teinte d'un bleu verdâtre et augmentent de nombre jusqu'à une période assez avancée du développement embryonnaire.

Dans les ovules monochlamydés, la majeure partie du tissu nucellaire, y compris l'épiderme au sommet, a disparu avant la fécondation. Le sac embryonnaire est en contact avec la face interne du tégument tapissée par une couche plasmique

d'épaisseur variable. Il n'est pas rare de trouver des ovules mal conformés dans lesquels le sac embryonnaire fait saillie entre les bords de l'unique tégument arrêté dans sa croissance, mais alors l'appareil interne ne se constitue pas comme à l'état normal.

Dans les ovules dichlamydés, et notamment chez le *L. luteus* et le *L. pilosus*, la résorption n'atteint pas partout également le tissu sous-épidermique du nucelle ; quelques assises existent encore même au sommet, tant que l'arrivée du tube pollinique n'a pas donné le signal de leur disparition complète. Le tégument interne se détruit aussitôt après, souvent même fort irrégulièrement dans la seconde espèce, comme on le verra dans un instant, lorsque j'indiquerai la place occupée dans certains cas par le suspenseur embryonnaire. Toutefois, la forme de la cavité est généralement celle d'un cône obtus légèment courbé et n'occupant, en raison de la grande épaisseur du tégument externe, qu'une partie relativement faible du diamètre de l'ovule.

Voyons maintenant ce qui se passe dans le sac embryonnaire lors de la fécondation.

Je prendrai encore en premier lieu pour exemple le *L. polyphyllus*, en faisant remarquer d'abord que, d'une façon générale, les différences dans la marche des phénomènes concordent d'une manière assez frappante avec la division des Lupins en deux groupes, basée sur le nombre des téguments ovulaires.

On peut suivre facilement le trajet du tube pollinique depuis son entrée dans le large conduit micropylaire jusqu'au sommet du sac embryonnaire recouvert, comme on l'a vu, dans cette espèce, d'une épaisse couche plasmique. Dès qu'il est arrivé en ce point, les synergides se changent en un amas confus de plasma réfringent au milieu duquel on peut voir quelque temps encore, soit sur la ligne médiane, soit un peu latéralement, l'extrémité renflée du tube fécondateur offrant à son intérieur quelques granulations.

L'œuf se montre aussitôt après sous la forme d'une cellule à paroi excessivement délicate ; souvent même il est impossible d'y voir autre chose qu'une condensation très faible de la substance protoplasmique ; parfois la partie supérieure de cette longue cellule était plus transparente et le noyau descendu vers le bas (fig. 153).

Les divisions sont si rapides qu'on n'aperçoit pas de proembryon formé d'un nombre de cellules inférieur à huit, présentant la disposition indiquée dans la figure 154. Six d'entre elles ont un volume égal et sont placées par paires superposées ; elles constituent le suspenseur, comme va le prouver la suite du développement. Les deux autres sont très petites et représentent l'embryon.

Comme l'œuf lui-même, ces cellules semblent, dans plusieurs cas, dépourvues de membrane ; d'autres fois, on réussit à en apercevoir une dans les préparations fixées par l'alcool absolu (1). Leur adhérence mutuelle est, dans tous les cas, si faible, qu'elles se séparent bientôt les unes des autres et présentent alors l'aspect de noyaux entourés d'une sphère protoplasmique dépourvue de paroi cellulaire. Le proembryon possède la disposition bisériée à l'origine ; les deux cellules inférieures, beaucoup plus petites, peuvent être en superposition dans la préparation ; alors l'une d'elles est à peine visible. En outre, il est facile de les confondre avec les noyaux de l'albumen qui ont pris naissance ; ce qui explique comment M. Hegelmaier a pu prendre, même à une époque plus avancée, cet embryon rudimentaire pour un œuf non fécondé. Une fois le proembryon constitué, j'ai toujours vu l'embryon formé de deux cellules.

Bientôt le suspenseur se désagrège ; ses cellules glissent les unes sur les autres en prenant la disposition représentée dans les figures 155 et 156. L'embryon, soustrait parfois à l'observation par l'une d'elles, dirige son grand axe parallèlement à la paroi du sac embryonnaire, contre laquelle le proembryon s'est

(1) L'acide chromique étendu donne aussi de bons résultats.

accolé. Un peu plus tard, sa cellule antérieure se divise transversalement, ce qui donne un petit corps ovoïde de trois cellules superposées ; rarement il se fait dans chacune des deux cellules primitives une cloison longitudinale, auquel cas l'embryon devient quadricellulaire.

Avant l'apparition de nouvelles divisions à l'intérieur de l'embryon, les cellules du suspenseur se présentent comme de gros noyaux arrondis, à la périphérie desquels est une couche dense de protoplasma finement granuleux. Elles s'écartent les unes des autres par suite de l'agrandissement de la cavité et se disposent en une série, qui n'est pas toujours régulière, dans l'épaisse couche protoplasmique de la paroi concave du sac embryonnaire. Malgré leur isolement et l'existence des noyaux de nature endospermique qui les entourent, on les reconnaît sans peine à leur grosseur, et cela d'autant plus facilement dans la suite qu'elles ne font que grossir davantage, tandis que les noyaux de l'albumen conservent les mêmes dimensions.

C'est ainsi que l'embryon, situé d'abord dans la région micropylaire, se trouve au bout de fort peu de temps dans la partie recourbée de la cavité, au bas des cellules du suspenseur dissocié et méconnaissable. Ce changement de position est la conséquence de l'agrandissement de la cavité embryonnaire, dans la partie antérieure principalement, et surtout de la nature spéciale du proembryon (fig. 157).

Le protoplasma qui entoure les noyaux de ces cellules, subit alors une modification particulière. Il se dispose en une sorte d'épaisse traînée composée de nombreuses granulations, parfois d'aspect plasmodique, se renflant autour des noyaux, ou encore se creusant çà et là de vacuoles plus ou moins grandes et s'étendant dans la région micropylaire jusqu'à l'embryon (fig. 161).

Si l'on entame avec précaution, sur le côté, la cavité ovulaire, après en avoir fixé le contenu, on peut observer facilement cette curieuse disposition et retrouver en général le nombre primitif des noyaux du suspenseur. Toutefois, le sac embryonnaire se détache assez souvent de la paroi interne de l'ovule ;

l'observation devient alors presque impossible, car les rapports des éléments qu'il renferme sont entièrement changés.

Le nombre des cellules n'augmente pas dans la suite. Aussi suis-je convaincu que le *L. polyphyllus*, qu'a examiné récemment M. Strasburger, et dans lequel il dit avoir vu un suspenseur formé de seize paires de cellules, n'était pas l'espèce dont il s'agit en ce moment ; d'autant plus qu'il y signale en même temps la présence de deux téguments, ce qui n'existait dans aucun des nombreux ovules qui ont passé sous mes yeux. Je n'ai rencontré que deux ou trois cas de suspenseur à huit cellules, déjà séparées les unes des autres, tout en étant encore rapprochées par paires au voisinage de l'embryon ; ce qui montrerait du moins que leur nombre peut être soumis à de faibles variations. D'ailleurs, nous savons que des variations analogues se remarquent parfois dans la marche des premières segmentations et par suite dans la structure primitive de l'embryon lui-même.

Après l'arrivée de l'embryon dans la courbure inférieure, l'écartement relatif des cellules du suspenseur n'est généralement pas le même. Celles qui avoisinent l'embryon, au nombre de trois ou quatre, sont plus rapprochées les unes des autres ; tandis que celles qui occupaient primitivement le sommet du sac embryonnaire sont à des distances respectivement plus grandes. La plus proche de ce point en est cependant à une distance notable, par suite de la destruction du tissu ovulaire au sommet. La position relative des cellules dans la cavité embryonnaire du *L. polyphyllus* se rapproche donc de celle qui a été observée dans le *L. varius* par M. Hegelmaier.

La cavité, pyriforme à l'origine, s'est agrandie dans tous les sens, mais principalement dans la partie profonde, du côté de la chalaze. Là, le tissu ovulaire adjacent au funicule se détruisant rapidement, elle présente à un certain moment la forme d'un triangle dont le sommet répond au micropyle, les deux autres angles étant, l'un, assez obtus, au voisinage de la chalaze, l'autre, encore plus ouvert, à la base de la cavité, vis-à-vis le funicule (fig. 158). C'est en ce dernier point, à égale dis-

tance du micropyle et de la chalaze, que repose l'embryon. La forme primitive de l'ovule a complètement changé ; il était amphitrope au moment de la fécondation, il est devenu presque campylotrope. Ces changements s'opèrent avant que l'embryon se compose d'une douzaine de cellules. La figure 161 représente trois des noyaux inférieurs du suspenseur englobés dans le protoplasma dense et granuleux, provenant de la transformation des cellules primitives et auquel adhère l'extrémité postérieure de l'embryon. Quant au reste de la paroi du sac embryonnaire, elle offre déjà de nombreux noyaux endospermiques isolés, sur lesquels je reviendrai dans un instant; il suffira de remarquer pour le moment qu'ils sont disposés très régulièrement, à des distances égales, et aussi nombreux dans la partie la plus large que dans la partie la plus étroite du sac embryonnaire : disposition qui diffère de celle qu'on observe à cette période du développement dans les autres Légumineuses.

Nous avons vu que, d'après M. Hegelmaier, le ballon à noyaux multiples qui naîtrait des cellules compagnes dans le *L. varius* n'existe jamais dans le *L. polyphyllus*. J'ai constaté, au contraire, que, sans être constante, sa présence est assez fréquente dans cette dernière espèce. Je l'ai vu encore très petit dans quelques observations, où il présentait de quatre à huit noyaux entourés d'un protoplasma très fin et formant une boule sans membrane enveloppante ni condensation de la substance à la périphérie. Ce ballon n'apparaît qu'au moment où l'embryon est déjà parvenu dans la partie inférieure de la cavité ; il est situé généralement à égale distance de l'embryon et du micropyle, soit sur la ligne médiane, soit sur le côté ; il n'adhère que faiblement à la paroi et s'en détache au moindre contact. Sa position correspond donc à celle qui lui a été assignée dans le *L. varius*. Mais tantôt il est complètement isolé et même assez éloigné des cellules de la partie supérieure du suspenseur, tantôt il se trouve dans leur voisinage. J'ai remarqué plusieurs fois que, dans le principe, les noyaux y sont en nombre pair; mais bientôt il devient difficile de les aperce-

voir tous, à moins de les isoler les uns des autres en écrasant le ballon. On en compte assez souvent de vingt à trente ; à un certain moment, on ne les retrouve plus en aucun point de la cavité. Il est possible que la résorption ait lieu sans désagrégation du ballon, car j'ai observé dans un cas que les nucléoles des douze noyaux qui le composaient semblaient se fondre dans le protoplasma et faire place à des granulations, comme dans des noyaux isolés arrivés à la dernière période de leur existence. Toutefois, cet aspect n'était pas sans analogie avec celui qui précède la première phase de la division nucléaire ; en sorte qu'on pouvait alors se demander si l'on n'avait pas sous les yeux le début même de ce phénomène. La fragmentation n'apparaît à aucun moment. L'existence de ces ballons plurinucléés n'est d'ailleurs pas de longue durée ; quant à leur origine, elle trouvera plus loin son explication.

Le *L. polyphyllus* est une des espèces où le nombre des cellules du suspenseur est le plus réduit. Il en est de même chez le *L. Hartwegii* et le *L. varius;* mais, dans le *L. mutabilis* et la variété *L. Cruikshankii*, ce nombre peut être plus élevé. Les relations du suspenseur avec l'embryon, la position de ce dernier, la forme générale de la cavité sont à peu près les mêmes. L'embryon se dresse assez souvent sur l'une des grosses cellules inférieures et dirige son extrémité antérieure vers le centre de la cavité.

Le suspenseur est plus développé dans le *L. succulentus*, où je l'ai trouvé formé de quatorze paires de cellules régulièrement superposées. Le petit embryon quadricellulaire qu'elles supportaient était déjà parvenu en bas, dans la partie la plus recourbée de la cavité, avant que la désagrégation eût commencé. Parfois même le suspenseur se recourbait vers le haut après avoir atteint la paroi inférieure et reportait l'embryon jusqu'au voisinage de la paroi opposée. Aucun ballon n'était encore visible à ce moment ; plus tard il s'en trouvait un formé d'une douzaine de noyaux environ, à peu de distance de l'embryon, du côté du micropyle et au contact d'un certain nombre de cellules du suspenseur dont les paires s'étaient dissociées.

Parfois aussi, après la désagrégation de cet organe, un premier ballon de vingt à trente noyaux reposait à côté de l'embryon; près de la chalaze se trouvait une semblable agglomération de noyaux, souvent même plus volumineuse, mais moins régulièrement arrondie, facile à distinguer des noyaux endospermiques accumulés dans le cul-de-sac chalazien.

De grosses cellules, appartenant au suspenseur, étaient alors disséminées non seulement sur la ligne médiane, mais encore sur les parois latérales et profondes du sac embryonnaire.

Le proembryon du *L. truncatus* ressemble à celui du précédent ; il comprend de douze à seize paires cellulaires, mais il se comporte d'une façon spéciale.

Peu de temps après la fécondation, on trouve constamment au sommet du sac un amas de noyaux au nombre de six à dix, qui en occupe l'étroit espace (fig. 163). Plus bas, à une distance assez notable, se trouvent des cellules nombreuses accolées sans disposition régulière et formant la majeure partie du suspenseur ; l'embryon est soulevé par elles et se dresse dans la cavité, si toutefois il n'est pas confondu dans la masse. Les noyaux du sommet ne sont autre chose que les paires supérieures, dont les cellules privées de membranes enveloppantes se sont agglomérées et ont perdu leur ordination primitive, après la rupture qui s'est effectuée vers le tiers supérieur du suspenseur par suite de l'agrandissement général de la cavité. L'identité d'origine des deux parties séparées est mise en évidence par l'égalité de volume des noyaux, plus gros que ceux de l'albumen formés sur la paroi. Un ballon plurinucléé peut exister en même temps au voisinage de l'embryon.

On reconnaît déjà la nature réelle de la plupart des phénomènes qui se passent dans le sac embryonnaire. L'examen des espèces à ovules dichlamydés va lever tous les doutes à cet égard.

Nous remarquerons d'abord que, dans ce groupe, les éléments du proembryon sont plus cohérents ; le suspenseur y est construit sur le type précédent, mais ses cellules offrent une forme différente ; l'embryon lui-même n'a pas la même structure durant les premières phases de son développement.

Le suspenseur du *L. subcarnosus* possède jusqu'à vingt-deux paires de cellules et acquiert en très peu de temps une longueur telle qu'après avoir atteint le fond du sac embryonnaire, son extrémité libre se recourbe en avant et ramène l'embryon vers la partie médiane (fig. 164). Les cellules ont une paroi délicate, mais elles restent accolées sur toute la longueur de l'organe, lorsqu'elles ont été durcies avant l'examen; elles s'allongent d'autant plus qu'elles sont plus éloignées du micropyle.

L'embryon occupe alors, du moins pendant les premières phases, un point variable de la cavité. On conçoit qu'il puisse, par exemple, se rencontrer fort loin du micropyle, si le suspenseur s'est beaucoup allongé ; ce qui explique pourquoi dans le cas actuel, et aussi dans le *L. albus*, je le trouvais parfois inséré au fond du sac embryonnaire, vers la chalaze, dirigeant même son extrémité antérieure du côté opposé, par conséquent dans la position inverse de celle qu'il occupe à l'état normal.

Mais dans la suite, non seulement il ne se retrouve pas vers la chalaze, il n'occupe même plus la partie inférieure de la cavité, comme dans les cas qui précèdent; on le découvre alors à une distance moins grande du sommet du sac embryonnaire. Le suspenseur plus résistant reste accolé au sommet pendant un certain temps sans se désagréger, après avoir atteint le nombre définitif de ses cellules ; en outre, l'agrandissement de la cavité ayant lieu principalement dans la région chalazienne, l'embryon maintenu à l'extrémité de son support s'accole à la paroi, vis-à-vis la proéminence du tissu ovulaire qui sépare les deux parties très inégales de la cavité. C'est là qu'il restera désormais et prendra son développement définitif ; c'est aussi en ce point qu'apparaîtra le tissu de l'albumen, dans lequel on pourra retrouver jusqu'à une période avancée le suspenseur encore intact dans la plus grande partie de sa longueur.

Je dois mentionner aussi la forme irrégulière que prend souvent la cavité embryonnaire après la fécondation dans le *L. pilosus*.

Dès qu'apparaissent les premières divisions de la cellule fécondée, le tégument interne se détruit d'une façon très inégale ; le tissu de l'ovule lui-même se creuse vers le sommet, surtout du côté interne ; il se forme ainsi une sorte de cæcum qui s'élargit de plus en plus dans la suite (fig. 180).

Le proembryon se constitue avec une rapidité extrême ; les plus jeunes qu'il m'ait été donné d'observer présentaient déjà quatorze ou seize paires de cellules étroitement accolées, terminées par un embryon bicellulaire. En haut, les cellules sont écartées les unes des autres et logées dans le cæcum latéral, comme si le proembryon avait pris naissance en ce point. Mais le tube pollinique peut être retrouvé au moment de la fécondation au sommet du sac occupé par les synergides et l'œuf, il ne perce pas latéralement le tissu ovulaire ; ce n'est qu'après sa formation que le proembryon a été entraîné latéralement par le protoplasma.

Il peut arriver que le suspenseur ne conserve pas sa structure primitive. Des vacuoles se forment alors dans les cellules qui s'écartent les unes des autres aussi bien sur les côtés que sur la ligne médiane du sac embryonnaire. Le protoplasma granuleux qui entoure leurs noyaux se dispose en prolongements semblables aux cordons particuliers décrits par M. Hegelmaier dans le *L. mutabilis*. Ces prolongements cylindriques affectent des directions variables, se renflent en massue à leur extrémité et présentent un grand nombre de grains plasmiques colorés en vert bleuâtre.

Je n'ai trouvé qu'une seule fois un ballon plurinucléé, formé après la désagrégation de l'organe, sur la paroi interne, vers l'extrémité de la proéminence qui sépare les deux parties de la cavité.

Souvent aussi, rien de semblable n'apparaît dans le cours du développement ; les cellules restent unies entre elles grâce à la résistance de leurs membranes enveloppantes. Les conditions dans lesquelles la plante a végété ont sous ce rapport une influence marquée. Lorsque l'embryon, occupant la même place que dans le *L. subcarnosus*, commence à montrer ses

cotylédons, une membrane gonflée revêt chacune des cellules ; la disposition par paires devient alors plus facilement reconnaissable qu'à une période antérieure ; il se fait en même temps dans chacune d'elles une accumulation considérable de globules verdâtres. Le nombre des paires cellulaires s'élève à plus de trente ; les plus rapprochées du micropyle sont dissociées par suite de l'agrandissement progressif de la cavité au sommet. Bientôt le tissu de l'albumen vient envelopper et fixer contre la paroi l'embryon et le suspenseur (fig. 181).

Les mêmes phénomènes se retrouvent dans le *L. hirsutus*, le *L. angustifolius* et le *L. luteus*. L'étude de ce dernier aurait pu mettre sur la voie l'auteur allemand, s'il n'avait été conduit par ses résultats antérieurs à méconnaître la nature des cellules du suspenseur placées contre la paroi, entre l'embryon et le sommet du sac embryonnaire, et à expliquer la position de l'embryon et l'apparition de l'albumen en ce point par une sorte de refoulement du protoplasma dans cette région. Il dit d'ailleurs que dans le *L. luteus*, il n'a pu voir l'œuf en un point quelconque de la cavité et que l'état le plus jeune qu'il ait observé consistait en un embryon bicellulaire placé contre la paroi externe du sac embryonnaire.

Ces espèces m'ont offert un suspenseur à dix ou douze paires de cellules d'un autre aspect que celui du *L. pilosus*. Chacune de ces cellules présente souvent deux noyaux ; les parois ne s'épaississent pas, le contenu reste transparent et incolore (fig. 183 et fig. 186). L'albumen prend naissance autour de l'embryon, et remplit le sommet de la cavité, pour s'avancer ensuite dans l'espace libre qui s'étend jusqu'à la chalaze. J'ai constaté en outre que dans ces espèces à suspenseur durable, on ne trouve pas dans le jeune âge de ballon à noyaux multiples. Qu'est-ce alors que cette formation dans les cas où la désagrégation du proembryon est au contraire habituelle ?

Si l'on considère la position qu'elle occupe ordinairement sur la paroi, entre l'embryon et le micropyle, on est porté à croire qu'elle résulte de l'agglomération des cellules d'une partie du suspenseur. La même hypothèse s'applique aussi bien

au cas de deux ballons dans le même sac embryonnaire. L'aspect présenté par la portion supérieure du suspenseur du *L. truncatus*, qui reste fixée au sommet de la cavité, n'en diffère que par une forme un peu plus allongée. Mais ici, les noyaux des cellules agglomérées ont toujours le même volume que ceux des cellules du suspenseur qu'on trouve plus bas à côté de l'embryon, tandis qu'en général les noyaux des ballons sont plus petits que les précédents et même que les noyaux de l'albumen disséminés sur la paroi du sac embryonnaire.

Si l'on réfléchit en outre à ce fait, que, dans les cas où le suspenseur ne se montre jamais formé que d'un petit nombre de paires de cellules, on trouve néanmoins des ballons contenant plus d'une vingtaine de noyaux, on n'admettra pas sans peine que ces derniers représentent les noyaux des cellules primitives. On s'expliquerait d'ailleurs assez difficilement l'aspect particulier qu'ils affectent, dans un protoplasma composé de granulations très fines, assez différent de celui qui forme au même moment les grosses cellules à noyau unique du suspenseur.

Je crois donc qu'il est plus rationnel d'admettre qu'ils tirent effectivement leur origine de l'une ou même de plusieurs des cellules du suspenseur, mais qu'au noyau primitif a succédé un nombre variable de nouveaux noyaux nés par divisions successives. Il est absolument impossible de songer à l'existence de cellules antipodes; et même dans le cas où un ballon se trouve vers la chalaze, on pourrait à peine s'arrêter à l'idée qu'il existe là un phénomène semblable à celui que j'ai décrit dans plusieurs Renonculacées, phénomène qui se rapporte à un mode spécial de fragmentation. La première opinion trouve, à mon avis, un appui sérieux dans l'absence générale de ballon plurinucléé dans les espèces à ovules dichlamydés, plus rapprochées des autres Légumineuses que du groupe examiné en premier lieu.

Jusqu'ici, j'ai laissé à dessein de côté le mode de formation de l'albumen et l'accroissement de l'embryon lui-même. Le premier point exige quelques détails, en présence des idées de

M. Hegelmaier sur la naissance des cloisons qui séparent les noyaux libres sur la paroi du sac embryonnaire. Ces idées sont telles que M. Strasburger ne croit pas, en l'absence de recherches nouvelles, pouvoir les accepter sans réserve (1). Je mentionnerai d'abord l'aspect que présente le premier état de l'albumen, c'est-à-dire les noyaux libres sur la paroi du sac embryonnaire.

La division du noyau secondaire du sac embryonnaire exige, pour être aperçue, de longues et souvent infructueuses recherches. Je n'ai pu voir, dans le *L. hirsutus*, que les deux premiers noyaux endospermiques encore pourvus de nombreuses granulations au moment de la rétraction des filaments ; les synergides n'avaient pas entièrement disparu. Les divisions se succèdent rapidement et les noyaux se répartissent sur tous les points de la paroi ou s'accolent aux cellules du suspenseur devenues déjà plus volumineuses. C'est dans la partie où doit naître le tissu de l'albumen, au voisinage de l'embryon, que le phénomène peut être observé le plus facilement à tous les états.

Là, un contraste frappant se manifeste entre les noyaux qui entourent l'embryon et ceux qui sont répandus, soit dans la région micropylaire, soit dans la région chalazienne (fig. 171-172). Pendant que ceux-ci se résorbent, les premiers se multiplient rapidement, en même temps que le protoplasma devient plus abondant à la surface de l'embryon qu'il revêt d'une épaisse couche d'aspect mucilagineux.

C'est alors qu'apparaissent les premières cloisons de l'albumen. M. Hegelmaier décrit de la façon suivante leur origine dans le *L. luteus* (2).

Dans la partie de la cavité où le tissu doit prendre naissance, à la disposition vacuolaire qu'on remarquait d'abord sur la paroi, succèdent de nombreux amas protoplasmiques comprenant chacun un noyau et une substance granuleuse condensée à la périphérie. Ces amas ne sont bientôt réunis que

(1) *Zellbildung und Zelltheilung*, p. 28.
(2) Hegelmaier, *loc. cit.*, p. 134, pl. II, fig. 46-50.

par de minces prolongements qui finissent par disparaître. Entre eux est une substance fondamentale, transparente comme de l'eau, qui remplit les espaces clairs interposés. Cette substance n'est ni un liquide, ni une matière sans organisation; elle tire son origine des parties du plasma constituant les éléments des cloisons cellulaires de l'endosperme; ces cloisons apparaissent dans les espaces clairs séparant les amas protoplasmiques. Il se forme ainsi un tissu composé de cellules polyédriques à parois tendres.

Il y aurait donc, s'il faut en croire M. Hegelmaier, formation dans la substance transparente du plasma de cloisons cellulaires sans rapports avec le protoplasma granuleux qui entoure les noyaux. Il les représente sous forme de lignes continues, minces à l'origine, s'épaississant ensuite pendant que le protoplasma, accumulé jusque-là autour des noyaux, se répand dans la cavité de la cellule tout entière jusqu'au contact de la paroi.

Cette opinion n'est pas fondée. Voici le mode d'apparition qu'on peut suivre facilement à l'aide des préparations à l'alcool absolu, dans le *L. polyphyllus*, pris encore comme exemple parmi les espèces du premier groupe.

Dans le voisinage de l'embryon, là où les noyaux sont le plus rapprochés et où par conséquent leur division a été la plus active, on les trouve pourvus pour la plupart de deux ou trois nucléoles inégaux. Leur contour semble alors un peu moins net et moins visible qu'à la période antérieure à leur multiplication rapide. Cette apparence est due à la disposition du protoplasma ambiant qu'on voit se disposer en filaments granuleux rayonnant autour des noyaux qu'ils ne tardent pas à relier les uns aux autres.

On peut suivre tous les stades du phénomène dans la même préparation (fig. 174 et 175). Dans les points les plus rapprochés de la paroi du sac embryonnaire, une cloison s'est déjà formée sur le trajet des filaments; un peu plus loin, cette cloison n'est représentée que par des granulations isolées; plus loin encore, les filaments n'ont pas pris naissance entre les noyaux.

Dans un même point, les lignes de séparation ne se montrent pas simultanément entre tous les noyaux; la même cellule peut d'abord en renfermer plusieurs, qui ne tardent pas à se séparer à leur tour. Lorsque le tissu est complètement formé, il est très rare de retrouver plusieurs noyaux dans une seule cellule; si toutefois le cas se présente, ils sont accolés ensemble vers la paroi (fig. 176).

Il n'existe donc ni vacuoles ni espaces clairs entre les noyaux, pas plus au moment de l'apparition des cloisons qu'à une époque antérieure; la plaque cellulaire se montre toujours sur le trajet des filaments apparus dans le protoplasma, et non dans une substance transparente.

Le tissu de l'albumen, formé de la sorte au contact de l'embryon, s'accroît rapidement par division cellulaire. Il présente le même aspect dans toutes les espèces du premier groupe, où l'embryon occupe la partie inférieure de la cavité. Sa surface libre se courbe légèrement vers le haut (fig. 169); elle offre des cellules polygonales plus petites que celles de l'intérieur du tissu et qui se multiplient avec une grande activité. Le grand axe des cellules qui ne se divisent plus, au contact de l'embryon, est dirigé verticalement.

La division des cellules se présente ici avec des caractères fort nets et les Lupins, dont l'étude est fort délicate à d'autres égards, sont peut-être, parmi les plantes que j'ai examinées, celles qui se prêtent le mieux à ce genre d'observation. Je n'ai représenté (fig. 176) que quelques-uns des stades qu'on peut trouver dans la même préparation. Le fuseau nucléaire offre une plaque épaisse formée de nombreuses granulations très fines; les filaments connectifs sont nombreux; on peut voir aux deux pôles une condensation de protoplasma s'irradiant dans la cavité de la cellule et augmentant rapidement le volume de chacune des moitiés de la plaque après le clivage. On rencontre souvent des tonneaux de grosseur fort inégale dans des cellules voisines; les noyaux présentent des granulations qui se disposent parfois vers la périphérie et se colorent énergiquement par les réactifs qui servent à différencier la substance

nucléaire d'avec le plasma cellulaire. J'ai pu également mettre en évidence, dans certains cas, la présence de la cellulose dans la plaque cellulaire avant la formation complète de la cloison. On voit aussi que dans l'une des cellules de gauche de la figure, malgré la position centrale du tonneau, la plaque s'épaissit d'un côté avant de se compléter au contact de la paroi opposée. Cet aspect se remarque principalement vers le centre du tissu de l'albumen, où les divisions sont moins nombreuses et présentent une moins grande simultanéité.

Ce tissu ne s'accroît pas au point de remplir toute la cavité embryonnaire; il est résorbé entièrement avant que l'embryon ait atteint ses dimensions définitives (fig. 170).

Les détails qui précèdent me permettront d'être bref en ce qui concerne la formation de l'albumen dans les espèces du second groupe, où nous savons que le tissu prend naissance dans la région micropylaire.

Lorsque d'assez nombreux noyaux se sont formés dans cette partie du sac embryonnaire, l'agrandissement de la cavité au sommet a pour effet de changer l'aspect du protoplasma qui la remplissait à l'origine. Ce protoplasma se dispose en bandes d'épaisseur variable étendues dans tous les sens d'une paroi à l'autre, englobant les noyaux et s'amincissant d'autant plus que l'élargissement s'accentue davantage; ces bandes ressemblent bientôt à s'y méprendre à de vraies membranes cellulaires limitant des vacuoles; on croirait voir un tissu spongieux (fig. 181). Mais le véritable tissu se forme autour de l'embryon et du suspenseur accolé contre la paroi, pour envahir de là tout l'espace supérieur. Les cloisons n'apparaissent donc pas, ici non plus, dans une substance transparente interposée entre des amas protoplasmiques entourant les noyaux.

Il me reste maintenant à examiner le développement de l'embryon, dont les rapports avec le suspenseur, l'albumen et les différentes parties de la cavité ovulaire nous sont connus.

Nous l'avons vu formé à l'origine de deux cellules d'une

petitesse extrême. Placé d'abord transversalement à l'extrémité du proembryon, il dirige bientôt son grand axe dans le sens opposé, c'est-à-dire parallèlement à la paroi du sac embryonnaire, lorsqu'il s'y est accolé. En général, l'une de ses cellules se divise dans le sens transversal, après quoi une cloison longitudinale apparaît, en premier lieu dans la cellule antérieure, puis dans la cellule médiane, enfin dans la cellule postérieure (fig. 154-157).

L'ordre de ces segmentations peut varier suivant les espèces, parfois aussi dans la même espèce; pourtant on reconnaît facilement que l'embryon des Lupins se constitue d'une façon caractéristique à l'égard de toutes les autres Légumineuses.

Celui du *L. hirsutus* prend assez souvent au début un allongement plus marqué, par suite des segmentations bilatérales symétriques qui s'y succèdent avant l'apparition de cloisons parallèles à la surface (fig. 184 et 185). Il ressemble alors à l'embryon de l'*Anthyllis tetraphylla*.

Plus tard, la marche des divisions devient irrégulière; il n'est pas possible de préciser de quel segment primitif proviendront l'axe ou les cotylédons. L'épiderme s'individualise d'assez bonne heure, sauf pourtant à l'extrémité radiculaire.

Au bout de quelque temps, l'examen comparé des espèces permet de reconnaître l'existence de deux formes embryonnaires distinctes. La première, qu'on rencontre dans le *L. polyphyllus*, *L. mutabilis*, *L. succulentus*, *L. nanus*, etc., est caractérisée par un embryon cordiforme, à pointe radiculaire obtuse; la seconde, commune aux *L. luteus*, *L. angustifolius*, *L. hirsutus*, etc., par le développement de la partie terminale de l'embryon en une queue formée de cellules plus grandes que celles du reste du corps embryonnaire. Ce sont ces cellules que M. Hegelmaier a prises pour le suspenseur. Elles ne sont pas, en effet, sans ressemblance avec celles de cet organe, tel qu'il existe dans un certain nombre de Légumineuses.

J'ai remarqué en outre qu'à un âge plus avancé, la différenciation des tissus est un peu plus marquée chez les représen-

tants du second groupe. Lorsque les cotylédons se montrent à la partie antérieure élargie, le tissu du centre commence à offrir des cellules plus étroites que celles de la couche corticale; ses assises viennent s'appuyer contre quelques cellules plus larges au sommet, où se formeront plus tard les assises de la couche génératrice transverse (fig. 168). Ces assises prennent dès le jeune âge, dans le *L. luteus* (fig. 188), une disposition très régulière, mais qui s'efface dans la suite.

L'épiderme se dédouble d'abord à peu de distance de l'extrémité pour donner la première assise de la coiffe. A partir de ce moment, ce sont les assises corticales externes qui produisent cet organe; plus tard, les assises internes elles-mêmes contribuent à sa formation; la confusion des tissus est complète avant la maturité.

Telle est l'histoire embryogénique du genre *Lupinus*. On a reconnu sans peine la cause des idées erronées auxquelles son étude a donné lieu dans ces derniers temps. J'ose croire qu'il ne restera plus désormais aucun doute sur la nature réelle des phénomènes dont le sac embryonnaire est le siège, soit avant, soit après la fécondation.

5° Section des TRIFOLIÉES.

Les caractères embryogéniques des divers genres de ce groupe sont loin de concorder dans tous les cas avec les affinités admises entre eux par la plupart des auteurs. Les uns vont nous présenter une grande analogie avec quelques-uns des types qui nous sont déjà connus, les autres s'en écarteront parfois d'une façon notable, tout en se reliant aux premiers par des transitions insensibles.

Les résultats que j'ai fait connaître sur l'origine du sac embryonnaire me permettront de ne pas insister sur ce premier point; aussi me contenterai-je de mentionner un seul exemple destiné à montrer les variations qu'elle peut offrir dans une même tribu.

Si l'on examine le nucelle du *Medicago arborea* L., avant

l'apparition des téguments, on voit la cellule axile sous-épidermique se diviser comme à l'ordinaire horizontalement et une cloison transversale apparaître presque aussitôt dans la cellule apicale qui vient de se former (fig. 192).

La cellule subapicale reste constamment indivise ; elle s'accroît rapidement et devient cellule mère. Rarement elle est surmontée de trois cellules aplaties, dérivant de la cellule apicale.

La série axile n'est entourée que par une seule assise sous-épidermique ; aussi la cellule mère arrive-t-elle en peu de temps au contact de l'épiderme, en refoulant à la fois les cellules latérales et les cellules supérieures qui donneront une couche protoplasmique épaisse au sommet du sac embryonnaire (fig. 193).

Le sac embryonnaire touche à l'épiderme au moment où le tégument externe atteint le sommet du nucelle. Le noyau primaire se divise quelquefois suivant une ligne oblique à l'axe du nucelle, vers le haut du sac ; mais le plus souvent la position des noyaux qui prennent naissance ne diffère pas de celle qui a été décrite chez le Cytise. La fusion des noyaux polaires a lieu longtemps avant la fécondation, exactement au centre de la cavité. Après la constitution de l'appareil femelle, le nucelle s'accroît surtout à la base.

La plupart des autres genres ressemblent aux Cytises, au point de vue des divisions qui se font dans la cellule subapicale.

Chez les *Trifolium*, l'ovule est amphitrope et le nucelle coudé vers le milieu de sa longueur.

Le proembryon des *T. medium* L., *T. resupinatum* L., se compose d'abord de deux cellules superposées, dont l'une donnera le suspenseur et l'autre l'embryon. La première ne subit qu'un petit nombre de segmentations horizontales, tandis que la seconde grossit rapidement en se cloisonnant en tous sens et en présentant bientôt l'aspect d'une masse courte et renflée (fig. 201-203).

Le suspenseur reste stationnaire; plus tard il se montrera à l'extrémité radiculaire comme un mamelon ou une pointe obtuse formant la partie terminale de la coiffe. Les cellules du suspenseur ne semblent pas contribuer à donner le tissu radiculaire; mais, dans la plupart des cas, l'irrégularité des segmentations ne permet pas de déterminer la part qui revient au suspenseur dans le cours du développement.

L'accroissement de l'axe et celui des cotylédons marchent de pair, jusqu'à ce que ceux-ci soient arrivés à l'entrée de la cavité chalazienne, où ils trouvent l'espace nécessaire à leur accroissement complet.

Chez les *Medicago*, *Trigonella*, *Pocockia*, *Melilotus*, les deux parties constitutives du proembryon se différencient aussi dès la première division transversale. Mais le suspenseur prend un développement beaucoup plus considérable et une forme particulière, qui nous donnent un nouvel exemple des nombreuses modifications que cet organe peut offrir dans un même groupe.

La cellule qui le représente à l'origine se divise transversalement à plusieurs reprises et donne une file de six à huit cellules devenant d'autant plus volumineuses et moins allongées qu'elles sont plus rapprochées de la cellule mère de l'embryon (fig. 196). Chacune d'elles, à l'exception toutefois de celles du sommet, présente ensuite un certain nombre de divisions internes. Peu riches en protoplasma dans le jeune âge, elles se remplissent dans la suite de granulations d'un jaune clair; elles forment, surtout dans les *Trigonella*, une masse allongée qui occupe presque entièrement le sommet du sac embryonnaire.

Chez les *Lotus*, *Dorycnium*, avec une forme différente de la cavité embryonnaire, très élargie dans toute sa longueur, on voit naître un proembryon plus court et comparable à celui de quelques Génistées.

La distinction est absolument nette entre le suspenseur et l'embryon.

Tantôt l'organe fixateur est formé d'un petit nombre de cellules ballonnées à parois assez résistantes (*Lotus*, *Tetrago*-

nolobus); tantôt ces cellules, très nombreuses, ressemblent à de grosses vésicules remplissant tout le sommet de la cavité (*Dorycnium*).

Le *D. hirsutum* Ser., mérite de fixer un instant l'attention. Ses ovules sont presque anatropes et se développent au milieu d'un tissu spécial apparu dans la cavité ovarienne aussitôt après la fécondation. Ce genre de production charnue n'est pas rare, surtout chez les Légumineuses, où l'ovaire offre tant de variétés de structure. Dans le cas dont il s'agit, la paroi ovarienne comprend, au moment de la fécondation, six ou sept assises de cellules ovoïdes, limitées à l'intérieur par une assise épidermique à cellules rectangulaires. Cette assise se dédouble de la façon suivante pour donner le tissu destiné à remplir l'espace libre entre les ovules.

Chaque cellule se divise d'abord tangentiellement; une nouvelle cloison apparaît ensuite dans la cellule externe (par rapport au centre du carpelle), de sorte qu'il existe alors trois cellules rectangulaires égales, nées en direction centrifuge. A partir de ce moment, c'est dans la cellule médiane qu'apparaissent à la fois des divisions tangentielles et radiales qui donnent naissance au tissu, dont les éléments s'agrandissent d'autant plus qu'on s'éloigne davantage de l'assise génératrice.

Pendant ce temps, l'assise primitivement sous-jacente à l'épiderme interne, qui se composait d'abord d'éléments semblables à ceux des autres assises ovariennes, agrandit considérablement ses cellules. Des grains d'amidon s'y montrent en grand nombre, tandis que le tissu adjacent n'en renferme pas. Ces cellules restent séparées de l'assise génératrice par une assise qui ne se dédouble pas. L'amidon disparaît entièrement quand le tissu intra-ovarien a atteint ses dimensions définitives. Il est accompagné d'une forte proportion de matières albuminoïdes accumulées, comme lui, en vue des divisions répétées de l'assise génératrice. Comme les cellules que celle-ci produit vers l'intérieur se partagent à leur tour jusqu'à une certaine distance, on peut avoir sous les yeux tous les stades du phénomène de la division cellulaire.

6° Section des GALÉGÉES.

Elle présente à tous les points de vue des variations pareilles à celles qu'on rencontre dans les Trifoliées. Je signalerai seulement quelques-unes des formes les plus remarquables du suspenseur et de l'embryon.

Le proembryon du *Galega orientalis* Lam. se compose, comme celui des *Medicago*, d'une file de cellules de volume variable, dont l'inférieure ne se distingue d'abord en aucune façon de ses voisines (fig. 207). Bientôt cette cellule, restée plus petite, se cloisonne dans le sens longitudinal, comme dans les *Medicago*; mais, contrairement à ce qu'on remarque dans ce dernier cas, sa voisine se joint à elle pour donner l'embryon. Les segmentations ultérieures permettent de reconnaître pendant un certain temps cette double origine (fig. 209, 210). La confusion des deux parties ne tarde pas à se produire et l'embryon prend une forme plus allongée que dans le genre précédent.

Le suspenseur atteint également des dimensions plus considérables; ses divisions sont plus nombreuses au voisinage de l'embryon. Cet organe, riche en matières plasmiques et sucrées, flotte dans la cavité micropylaire; il ne se détruit qu'au moment où les cotylédons, puis l'axe lui-même en s'allongeant, décrivent la courbe nécessaire pour atteindre leur développement complet dans la grande cavité voisine de la chalaze.

La différenciation des tissus embryonnaires ne commence qu'après la formation des cotylédons. L'origine de la coiffe se manifeste alors par un dédoublement épidermique tangentiel (fig. 213). Les cellules du cylindre central se montrent plus étroites que celles qui les entourent; les cellules génératrices du sommet forment des séries parallèles qui se continuent régulièrement jusqu'aux éléments du suspenseur confondus avec l'extrémité radiculaire.

Le tissu de l'albumen naît quelque temps après l'accroisse-

ment définitif du suspenseur, il ne disparaît pas entièrement à la maturité.

Nous trouvons encore dans les *Psoralea*, les *Dalea*, ces formes remarquables par le puissant développement du suspenseur. Les *Dalea* sont comparables aux Cytises, mais le globule embryonnaire est beaucoup plus distinct ; les parois du suspenseur ont également une plus grande délicatesse. Les relations de cet organe avec l'albumen y sont presque aussi évidentes.

Les Colutées présentent les mêmes caractères généraux. La seule Légumineuse étudiée par Hofmeister dans son premier mémoire embryogénique, le *Sutherlandia frutescens* R. Br., appartient à ce groupe (1). Le proembryon, à disposition bilatérale régulière, a été figuré exactement par cet auteur ; mais il n'en est pas tout à fait de même pour un état plus avancé ; la figure représente plutôt un embryon de *Colutea*.

Dans le *Sutherlandia*, en effet, comme dans le *Clianthus*, la distinction anatomique de l'embryon avec son support allongé est beaucoup plus prononcée que dans le *Colutea*, à côté duquel viennent se placer les *Astragalus*, *Glycyrrhiza*, *Caragana*, *Robinia*, chez lesquels on remarque des variations analogues à celles qui nous ont été offertes par les Génistées.

J'ajouterai enfin que tous les représentants de la tribu des Lotées que j'ai examinés conservent à la maturité quelques assises d'albumen sur la face externe des cotylédons.

III. — Sophorées.

Après les détails que j'ai donnés sur la tribu des Lotées, quelques remarques seront suffisantes sur le petit nombre d'espèces de Sophorées que j'ai eues à ma disposition. D'ailleurs, un examen détaillé n'ajouterait que peu de chose aux résultats qui précèdent.

La cellule mère du sac embryonnaire, dans l'*Edwardsia grandiflora* Salisb., est située profondément dans le tissu du

(1) *Entstehung des Embryo*, 1849.

nucelle ; elle est la troisième formée dans la cellule subapicale et se développe très lentement. La succession des divisions du noyau primaire s'y présente avec une grande netteté ; les huit noyaux ont pris naissance avant la résorption des cellules superposées au sac embryonnaire. Les synergides allongées avaient leurs noyaux au sommet, au-dessus d'une grande vacuole qui en occupait presque toute la longueur ; l'oosphère paraissait privée de membrane véritable et comme suspendue sous elles à peu de distance du noyau secondaire du sac embryonnaire. Les cellules antipodes, pourvues d'une membrane plus ferme que dans la plupart des Papilionacées, se montraient, jusqu'à l'époque de la fécondation, accolées sur un même plan au fond du sac.

Tandis que dans le *Sophora secundiflora* Lagasc. le proembryon est allongé et formé de parties confondues dans le jeune âge, dans le *Cladrastis lutea* Michx., au contraire, le suspenseur se présente comme un organe distinct surmontant un petit embryon ovoïde à segmentations régulières.

IV. — Podalyriées.

Les ovules du *Chorozema varium* se prêtent facilement à l'observation et permettent de suivre la marche des segmentations qui précèdent l'agrandissement de la cellule mère du sac embryonnaire.

La cellule apicale reste constamment indivise ; l'épiderme du nucelle ne se dédouble pas au sommet.

La cellule subapicale prend en peu de temps un accroissement considérable et se montre remplie de granulations entourant un gros noyau central. Elle offre d'abord une cloison transversale médiane, puis chacune des deux nouvelles cellules se partage à son tour ; les quatre cellules ainsi formées sont d'égale dimension et présentent une grande ressemblance avec celles du *Cercis*. L'inférieure commence bientôt son évolution normale. Ici, par conséquent, la formation des cloisons n'est plus basipète, elle est due à des bipartitions successives.

Les cinq genres chez lesquels j'ai étudié la formation et le développement de l'embryon n'offrent entre eux que des différences d'ordre secondaire, portant principalement sur la grosseur relative des deux parties constitutives du proembryon.

La structure générale est celle des Cytises; mais l'isthme qui réunit l'embryon à son support est plus étroit dès l'origine, sans qu'il soit possible d'établir entre eux une ligne de démarcation bien tranchée.

C'est dans le *Thermopsis fabacea* DC., que le suspenseur est le plus développé; il a la forme de celui des Cytises. Dans le *Baptisia australis* R. Br., il est plus réduit, tout en présentant les mêmes relations avec l'embryon. Les caractères anatomiques de l'embryon, quelle que soit sa grosseur, qui varie considérablement à la maturité quand on passe, par exemple, du *Thermopsis* à l'*Anagyris*, sont semblables à ceux des plantes dont les Podalyriées se rapprochent par le suspenseur.

La division des noyaux endospermiques sur la paroi du sac embryonnaire est plus facile à suivre chez le *Thermopsis* que chez beaucoup d'autres Légumineuses, grâce à la diversité des stades qu'elle présente simultanément sur plusieurs points.

V. — Hédysarées.

Les Hédysarées forment une série où l'on rencontre des variations analogues à celles dont les Lotées nous ont donné l'exemple. Ces variations concordent manifestement avec la forme des ovules et leur structure interne ; elles peuvent être considérables, même chez des plantes fort voisines par les caractères qui servent de base générale à la classification.

En ce qui concerne le sac embryonnaire, on ne pourrait que répéter ce qui a été dit au sujet de son origine dans les plantes qui viennent d'être examinées. L'*Hedysarum coronarium* L., par exemple, ressemble beaucoup aux *Medicago* par la rapidité avec laquelle la cellule subapicale restée indivise se développe en sac embryonnaire avant la formation des téguments, par

l'accroissement du tissu du nucelle à la base et par la disposition des diverses parties constitutives de l'ovule.

Le sac embryonnaire étant fort étroit et courbé vers l'époque de la fécondation, le proembryon prend une forme allongée qui rappelle celle des *Medicago*. La cellule mère de l'embryon ne se différencie par la marche particulière de ses segmentations qu'après un accroissement très prononcé du suspenseur (fig. 214). Le sommet du sac embryonnaire est occupé en entier par ce dernier, dont les cellules très riches en protoplasma s'arrondissent d'autant plus qu'elles sont plus proches de l'embryon et par suite de la partie la plus large de la cavité.

L'albumen se forme au-dessous du suspenseur, autour du petit globule embryonnaire uni à cet organe par un isthme étroit et court. A partir de ce moment, le contenu des grosses cellules se résorbe au profit de l'embryon.

Tout autre est la structure primitive de l'*Onobrychis*. Le sommet du sac embryonnaire étant assez large, le proembryon n'en occupe qu'une faible partie et prend tout d'abord une forme globuleuse qui ne permet pas d'y reconnaître deux régions distinctes.

M. Tulasne (1) avait déjà remarqué que « l'embryon de l'*Onobrychis* est sessile sur la membrane utérine ». On le considérait comme le seul exemple connu, chez les Dicotylédones, d'embryon dépourvu de suspenseur.

J'ai montré la généralité du fait chez les Mimosées ; les *Desmodium* nous en offrent également quelques cas.

Le proembryon est formé de deux cellules superposées dont l'inférieure paraît se diviser plus activement que la supérieure ; bientôt ces deux parties ne peuvent être distinguées et constituent un globule logé au sommet du sac, au milieu de nom-

(1) Tulasne, *Nouvelles études d'embryogénie végétale* (*Ann. sc. nat., Bot.*, 4e série, t. IV, 1855, p. 97).

Cet auteur assigne à tort le même caractère au *Sutherlandia frutescens*, qui possède un suspenseur très développé, mais confondu dans le jeune âge avec l'embryon.

breuses granulations plasmiques et chlorophylliennes (fig. 215-218). Les cellules sont de même dimension dans toute la masse ; ce n'est qu'à partir du moment où naissent les cotylédons qu'on voit se former à l'extrémité radiculaire une sorte de mamelon composé de huit à dix cellules, un peu plus grosses que leurs voisines, qui dérivent de la cellule supérieure primitive, comparable dans le cas actuel à une hypophyse qui aurait donné la radicule et le mamelon terminant la coiffe au sommet. Mais qu'on se reporte à ce qui se passe chez les Lupins, où l'embryon, assurément privé de toute relation anatomique avec son suspenseur, forme néanmoins à un moment donné une proéminence à l'extrémité radiculaire, et l'on comprendra sans peine qu'il puisse en être de même pour l'embryon de l'*Onobrychis*. Cette proéminence peut être due à l'activité des divisions de la couche génératrice qui occupe le sommet du cylindre central et forme vers l'extérieur des séries parallèles qui s'allongent sur la ligne médiane.

Il n'est pas rare de remarquer dans la suite, plus fréquemment que dans les autres Papilionacées, une inégalité d'accroissement des différentes parties de l'embryon ou une orientation anormale des cotylédons.

L'albumen apparaît longtemps avant la formation des deux proéminences cotylédonaires, contrairement à ce qu'on observe dans l'*Hedysarum*.

Entre ces deux plantes, si éloignées dans la première période du développement par leurs caractères embryogéniques, se place toute une série de formes intermédiaires dont les *Desmodium*, les *Coronilla*, l'*Arachis* nous fournissent des exemples.

Ainsi, le proembryon du *D. podocarpum* Del. est fort semblable à celui de l'*Onobrychis;* mais déjà, dans le *D. Sandwicense* Del. la distinction du suspenseur est facile et il n'est pas douteux que la cellule supérieure primitive ne donne à la fois cet organe et l'extrémité de la coiffe, peut-être même la radicule.

Le volume du suspenseur s'accentue davantage dans les

Coronilla, qui ressemblent entièrement aux *Lotus;* cet organe devient globuleux comme l'embryon qu'il surmonte et s'accroît durant un certain temps beaucoup plus rapidement que ce dernier.

L'*Arachis hypogæa* L. est remarquable avant la fécondation par l'accumulation de grains d'amidon dans le sac embryonnaire adulte. Nous avons déjà vu cette matière de réserve s'amasser fréquemment dans la cellule mère du sac embryonnaire avant la division du noyau primaire. Elle se montre ici après la constitution de l'appareil interne, pour disparaître subitement à la suite de la fécondation.

A ce moment le nucelle est réduit à sa couche épidermique; la cavité est rectiligne, élargie dans sa partie supérieure et rétrécie en pointe à la base; l'ovule, amphitrope à l'origine, paraîtra plus tard complètement anatrope.

Les deux parties issues des deux cellules primitives du proembryon prennent un accroissement égal et simultané jusqu'à la formation des cotylédons; mais la masse ovoïde qui constitue le suspenseur se distingue par le volume notable, l'abondance du protoplasma et parfois même l'amidon de ses cellules (fig. 219, 220). L'embryon, largement uni à cette masse, est complètement isolé dans la grande cavité du sac embryonnaire, dont les parois ne présentent encore que quelques noyaux endospermiques libres.

Le tissu de l'albumen apparaît tardivement, alors que les cotylédons ont atteint près de la moitié de la longueur du sac embryonnaire. L'*Arachis* diffère donc essentiellement, à ce point de vue, des types à suspenseur nul ou fort réduit, et il semble difficile de méconnaître, ici encore, le rapport inverse qui existe entre cet organe et l'albumen dans le cours du développement embryonnaire.

VI. — Phaséolées.

J'ai examiné dans cette tribu un certain nombre d'espèces chez lesquelles l'évolution du sac embryonnaire présente des analogies frappantes. On pourra facilement répéter mes obser-

vations chez le *Phaseolus multiflorus* Willd., que je prends ici pour exemple (fig. 221-227).

La cellule apicale ne se divise généralement qu'une seule fois dans le sens transversal. Des deux cellules ainsi formées, la supérieure peut offrir ensuite une cloison longitudinale (fig. 222-224).

La cellule subapicale présente successivement deux cloisons vers le haut (fig. 223), la supérieure mince, l'inférieure atteignant au contraire une épaisseur considérable et une réfringence telle qu'on pourrait la prendre après quelque temps pour une épaisse bande plasmique.

Les cellules de la série axile ont à ce moment chacune un noyau placé au centre dans un protoplasma granuleux qui les distingue du tissu latéral du nucelle. Bientôt se montrent dans la cellule mère inférieure deux noyaux superposés qui s'éloignent l'un de l'autre par suite de l'allongement continu du nucelle. Dans la cellule qui la surmonte et qui est séparée d'elle par l'épaisse cloison réfringente, apparaissent généralement deux noyaux qui se placent transversalement et ressemblent quant à leur aspect à ceux de la cellule mère. Il est très rare de trouver entre eux une cloison longitudinale (fig. 224 et 225).

Le mode de résorption de l'épaisse cloison n'étant pas toujours facile à suivre, on pourrait croire parfois que le sac embryonnaire adulte est dû à la fusion des deux cellules inférieures, dont chacune compléterait sa tétrade de noyaux. Mais l'observation d'un certain nombre d'ovules ne laisse pas de doute sur le sort ultérieur des deux cellules, équivalentes en apparence à l'origine. La cloison qui les sépare se courbe peu à peu vers le haut, aussi bien que les cloisons des autres cellules superposées. Les deux noyaux supérieurs s'écartent sur les côtés et commencent à se résorber.

Pendant ce temps, chaque noyau de la cellule mère se divise ; les nouveaux noyaux restent superposés ; rarement les deux du haut se placent au même niveau. Bientôt le nombre des noyaux est complet : au sommet, on en voit trois au milieu

du protoplasma riche en granulations ; le quatrième grossit notablement et semble descendre dans la cavité, tandis qu'en réalité c'est plutôt la destruction des cellules axiles supérieures qui porte les trois premiers vers le haut. Près de lui se trouve le noyau détaché des trois antipodes, un peu plus grosses que les noyaux du sommet (fig. 226). Parfois on trouve les deux antipodes inférieures séparées par une épaisse cloison, apparue tardivement, la troisième n'étant pas limitée du côté de la cavité (fig. 227).

La fusion des deux noyaux polaires se fait alors vers le haut de la cavité, à peu de distance du sommet ; le gros noyau secondaire ainsi formé s'entoure d'un amas protoplasmique relié par des bandes à la paroi du sac ; au-dessous, un espace vacuolaire étroit et allongé le sépare des antipodes. On aperçoit encore la trace des cellules déformées et écrasées au sommet. Plus tard, le sac embryonnaire n'est revêtu que par l'épiderme du nucelle.

La situation respective des trois noyaux supérieurs se dessine au moment où ils s'entourent d'une membrane cellulaire. La cellule qui est située du côté convexe, externe, s'allonge et se place dans le plan de symétrie ; elle descend au-dessous des deux autres qui constituent dès lors les synergides. Celles-ci se reconnaîtraient facilement, à défaut de leur moindre longueur, à leurs noyaux plus petits restés vers le centre des cellules sur un même plan horizontal ; on n'y remarque pas de vacuole.

Ainsi développé, le sac embryonnaire occupe, au moment de la fécondation, le tiers supérieur du nucelle étroit et resserré entre les téguments ; les deux tiers inférieurs forment un tissu parenchymateux dont la destruction ne progresse que fort lentement.

Le proembryon du *Phaseolus* se compose de cellules superposées qui se divisent bientôt dans le sens longitudinal. La cellule inférieure se différencie par son moindre volume, tandis que les autres subissent de nombreuses divisions transver-

sales et présentent une disposition bilatérale régulière (fig. 228-233). La cellule mère de l'embryon est amenée ainsi vers la partie la plus large de la cavité.

Les cellules du long suspenseur deviennent d'autant plus grandes qu'elles sont plus proches du sommet, où elles s'appuient contre le tégument externe, l'épiderme du nucelle ayant totalement disparu; leurs noyaux prennent avec le temps un volume considérable en rapport avec les dimensions des cellules.

Les divisions transversales qui se produisent dans la cellule mère, avant que le suspenseur ait complété le nombre de ses cellules, rendent pendant quelque temps la limite entre les deux parties dérivées du proembryon presque impossible à tracer. Mais bientôt après, des cloisons parallèles à la surface se forment dans la cellule mère, qui se distingue alors par ses divisions régulières des cellules du suspenseur (fig. 233). L'épiderme de l'embryon se différencie de la sorte et ne présente qu'exceptionnellement dans la suite des cloisons tangentielles.

Dans la partie adjacente à l'embryon, les cellules du suspenseur se partagent un grand nombre de fois dans des directions variées, tandis que vers le sommet, elles se gonflent et font saillie entre les bords du tégument interne. L'union de l'embryon avec cet organe se fait ainsi par une très large surface, et les tissus se confondent dans la région où elle s'effectue (fig. 234).

La figure 235 représente un état voisin de l'apparition des cotylédons. L'épiderme se distingue facilement, sur les côtés, des cellules superficielles du suspenseur; il offre déjà quelques divisions tangentielles destinées à la formation des premières assises de la coiffe. Les couches de l'écorce, au nombre de quatre ou cinq, viennent s'appuyer contre des cellules plus grandes qui ne peuvent être distinguées du suspenseur; le sommet du cylindre central est occupé par des cellules rectangulaires, qui vont se diviser pour donner le tissu caractéristique de cette région. Ce tissu est très probablement complété par des assises appartenant au suspenseur.

Après la naissance des cotylédons, le suspenseur n'augmente plus de volume, mais ses cellules se gonflent considérablement dans la partie supérieure. Là, elles font hernie au delà des bords du tégument interne, dans le tissu voisin du micropyle qui se détruit et disparaît peu à peu jusqu'à l'extérieur. Les noyaux, devenus énormes, sont entourés d'un protoplasma granuleux provenant de la destruction du tissu ovulaire. Les parois se gonflent et changent insensiblement de nature à partir du sommet.

Ce volumineux organe ne contient pas d'amidon ; cette substance est d'ailleurs peu abondante dans l'ovule et se localise au voisinage du funicule et du micropyle, où les cellules se détruisent pour faire place au suspenseur. L'abondance des principes sucrés dans cette partie du suspenseur considérablement accrue, semblerait montrer qu'il existe là un centre de résorption de l'amidon et d'accumulation de matières nutritives solubles se rendant à l'embryon en voie d'accroissement.

Dans les espèces voisines, les rapports généraux ne changent pas entre les deux parties dérivées du proembryon. On remarque seulement que les dimensions du suspenseur dépendent surtout de la largeur de la cavité embryonnaire au sommet, aussi bien que de sa courbure.

Une réduction notable se montre dans le *P. Ricciardianus* Ten., dont l'embryon se rapproche beaucoup de celui des *Dolichos*, chez lesquels cependant la confusion des tissus entre les deux parties dérivées du proembryon est également grande. Le sommet du suspenseur ne dépasse pas les bords du tégument interne, mais le tissu situé vis-à-vis se détruit en formant de grandes lacunes.

Dans l'*Erythrina cristagalli* L., l'irrégularité du proembryon se manifeste dès l'origine ; les segmentations affectent les directions les plus variées dans toute la masse ; ce n'est qu'à une période assez avancée que l'extrémité inférieure plus grosse s'accroît en un embryon offrant la structure générale qu'on rencontre chez les représentants de la même tribu (fig. 236, 237, 238).

Dans les embryons ainsi constitués, le suspenseur ne se sépare que fort tard de l'extrémité radiculaire recouverte par la coiffe, ou bien il reste adhérent et se dessèche. La limite en est assez souvent établie à cette époque tardive par un dépôt d'amidon dans les cellules de la coiffe.

L'*Amphicarpæa monoica* Nut., le *Soja hispida* Mœnch. diffèrent notablement des genres qui précèdent. Dès les premières segmentations, la cellule mère de l'embryon se distingue du suspenseur, qui n'est représenté que par un très petit nombre de cellules peu développées. D'ailleurs l'embryon diffère toujours de celui du *Phaseolus* à toutes les phases de son accroissement. Ces différences concordent avec la courbure peu prononcée du nucelle, dont le tissu est presque totalement résorbé au moment de la fécondation.

La formation de l'albumen dans le *Phaseolus* a souvent servi d'exemple de formation cellulaire libre. On admettait que les noyaux qui naissent sur la paroi du sac embryonnaire sont dès leur apparition de nature vésiculaire, que les nucléoles n'apparaissent que plus tard dans leur intérieur et qu'autour de chacun d'eux se condense une couche membraneuse formant une utricule primordiale. Les cellules ne sécréteraient leur membrane cellulosique qu'après s'être atteintes mutuellement.

D'une façon générale, on supposait que dans la formation libre des cellules se rencontrait une force émanant d'une masse centrale, agissant sur les molécules du protoplasma environnant, dont les unes étaient attirées autour du noyau, les autres repoussées pour former la membrane.

Cette origine, sorte de cristallisation cellulaire, paraissait si bien établie que, dans ces dernières années, M. Strasburger décrivait encore la formation libre des noyaux dans le sac embryonnaire du *Phaseolus* (1). Mais en 1879, il démontrait lui-même qu'il n'existe pas de formation cellulaire libre, au sens admis depuis Schleiden (2). Dès lors, les idées ont complète-

(1) Strasburger, *Formation et division des cellules*, trad. franç., 1876, p. 11.
(2) *Bot. Zeit.*, avril 1879, p. 265.

ment changé et tout porte à croire que la marche de la division des noyaux dans le sac embryonnaire est partout la même.

On ne l'aperçoit qu'assez rarement dans le *Phaseolus*. J'ai constaté cependant que la plaque nucléaire est assez épaisse et que les fils du fuseau sont peu visibles ; les noyaux jumeaux sont d'abord rapprochés deux à deux sur la paroi ; ils se multiplient ensuite à tel point qu'ils semblent parfois se toucher dans la région micropylaire. Plus bas, il n'est pas rare de les voir acquérir un volume et un aspect tels, qu'on s'explique comment on a pu les prendre pour des cellules et considérer leur nucléole comme le noyau lui-même. Dans la partie inférieure surtout, leur destruction se manifeste par la forme irrégulière que prend le nucléole : ce corps devient plus brillant, s'élargit et se fragmente en parties inégales, pendant que le protoplasma du noyau se fond insensiblement dans celui de la paroi du sac embryonnaire.

D'après les nouvelles observations de M. Strasburger, il ne se fait pas de cloisons de séparation entre les noyaux dans la substance protoplasmique du sac embryonnaire. Les figures qu'il donne de la division cellulaire dans l'embryon du *Phaseolus* sont très intéressantes, en raison de la grandeur des cellules (1). Un mode de division semblable peut être observé dans l'albumen d'autres Phaséolées (*Dolichos*, *Erythrina*, etc.).

En général, le noyau est excentrique et situé au voisinage de la paroi ; le tonneau s'élargit d'un côté par la formation de nombreux filaments connectifs et traverse toute la largeur de la cellule. J'ai pu remarquer aussi, et cela même assez souvent, que les deux jeunes noyaux s'avancent vers le centre de la cellule, grâce à l'interposition de filaments entre eux et la paroi avec laquelle le tonneau s'était mis d'abord en contact ; dans ce cas, la plaque cellulaire paraît plus épaisse vers le centre ; la cyanine ne permet cependant pas d'y constater la présence de la cellulose.

(1) *Zellbildung und Zelltheilung*, 1880, p. 107, fig. 25-35, pl. VIII.

La marche particulière qu'on remarque dans la division des cellules chez le *Phaseolus* dépend uniquement de leurs dimensions. Elles sont moins grandes dans le *Soja hispida* et possèdent des parois un peu plus épaisses. J'ai représenté (fig. 239 et 240) plusieurs états du phénomène, en raison des variations qu'il peut offrir suivant les plantes, l'âge et les parties du sac embryonnaire où on l'observe (1).

La plaque nucléaire est large et formée d'un grand nombre de granulations peu distinctes ; aux pôles du fuseau, le protoplasma s'est amassé pour concourir, après le clivage de la plaque, à la nutrition des jeunes noyaux. La division se fait vers le centre de la cellule. Plus tard (fig. 240), les deux noyaux jumeaux sont éloignés l'un de l'autre et rapprochés des parois opposées de la cellule ; ils s'arrondissent et offrent un gros nucléole, alors que la plaque cellulaire n'a pas encore fait son apparition. Tandis que, dans la plupart des cas, les filaments connectifs sont fins, nombreux et également distants les uns des autres, ils semblent ici s'agglomérer plusieurs ensemble, avant que la plaque se complète du côté opposé à la paroi avec laquelle elle s'est mise d'abord en contact. Il semble en outre qu'il y ait un retard dans la formation de la plaque à l'équateur de plusieurs noyaux. L'une des cellules contient deux tonneaux accolés, dont l'un possède une plaque plus épaisse du côté où le contact s'est effectué avec la paroi. La cellulose m'a paru exister dans plusieurs cas, avant la formation complète de la nouvelle cloison.

CONCLUSIONS

Les conclusions qui découlent du présent travail sont multiples et peuvent être réparties en deux ordres : les unes ayant trait au sac embryonnaire et à son contenu, les autres à l'embryon considéré en lui-même et dans ses rapports avec le suspenseur et l'albumen.

(1) Les figures 239 et 240 ont été prises peu de temps après la formation des premières cloisons sur la paroi du sac embryonnaire.

I. — *Le sac embryonnaire.*

Mes recherches confirment l'opinion des auteurs qui se refusent à voir dans les noyaux du sac embryonnaire les homologues des grains de pollen et par suite des spores.

Elles sont corroborées par l'examen comparé des plantes chez lesquelles les faits signalés par les auteurs de cette dernière théorie méritaient plus spécialement d'être vérifiés (1).

L'étude du développement m'a conduit aux résultats suivants :

La cellule axile sous-épidermique du nucelle se partage horizontalement en deux cellules de volume variable : l'apicale et la subapicale.

A. La cellule apicale peut rester simple ou donner un tissu d'épaisseur variable : la calotte.

C'est chez les Mimosées et les Cæsalpiniées que ce tissu est le plus épais au moment de la fécondation. Il persiste après ce phénomène, pendant un certain temps, dans ce second groupe de plantes.

B. La cellule subapicale (ou cellule mère primordiale de Warming) se comporte différemment après sa formation :

1° Tantôt elle reste indivise et se développe directement en sac embryonnaire : *Medicago*, *Melilotus ;*

2° Tantôt elle se divise en un nombre variable de cellules superposées, dont l'inférieure (cellule mère véritable) comprime les autres et s'agrandit seule en sac embryonnaire.

Plusieurs cas se présentent :

a. Celui de deux cellules de dimensions relatives variables dès l'origine : *Orobus*, *Pisum*, etc. ;

(1) Je me contente de citer ici, sans autres détails, parmi celles que j'ai examinées, les Composées (*Senecio*, *Doronicum*, *Petasites*, *Tussilago*), Renonculacées (*Helleborus*, *Caltha*, *Adonis*, *Hepatica*, *Clematis*), Ribésiacées (*Ribes*), Saxifragacées (*Saxifraga*), Célastrinées (*Evonymus*), Crucifères (*Arabis*, *Cheiranthus*), etc. Dans aucune d'elles, il n'y a fusion de deux cellules pour donner le sac embryonnaire.

b. Celui de trois cellules égales à l'origine : *Acacia retinodes*, *A. decurrens*, *Gleditschia*, *Cassia* ; inégales, l'inférieure étant la plus grande : *Faba*, *Genista*, *Cytisus*, *Phaseolus*, etc. ;

c. Celui de quatre cellules égales dès leur apparition : *Acacia salicifolia*, *Cercis*, *Cæsalpinia*, *Chorozema*, *Psoralea*.

Le nombre de ces cellules est donc variable.

L'ordre d'apparition des cloisons est généralement basipète ; dans les cas où se forment quatre cellules, les deux premières se subdivisent en général simultanément.

Tantôt ces cloisons sont épaisses, surtout en leur milieu, aussitôt après leur formation ; tantôt elles se distinguent à peine des cloisons cellulaires voisines et ne se gonflent qu'un peu plus tard.

Le sac embryonnaire provient toujours de la cellule inférieure (sauf peut-être dans l'*Acacia albida*). Il n'y a jamais fusion de deux cellules en une seule pour constituer le sac embryonnaire. Et puisqu'il provient de la dernière cellule de la série, il ne peut y avoir d'anticlines.

Ici, quelques remarques sont nécessaires.

Un cas a été trouvé dans les Monocotylédones, où la cellule sous-épidermique primitive se divisant comme à l'ordinaire en deux cellules superposées, c'est la supérieure qui devient le sac embryonnaire. Ce cas intéressant est celui de l'*Agraphis patula*, étudié par M. Mellink. Il y a donc là une anticline véritable, dans laquelle se montrent plusieurs noyaux (1). Un phénomène analogue avait été décrit par M. Strasburger dans le *Rosa livida*.

M. Mellink a également constaté que, chez le *Narcissus tazetta*, des deux cellules formées de même, la supérieure subit parfois une sorte de développement accompagné de la division répétée du noyau, sans toutefois donner le sac embryonnaire qui provient toujours de la cellule inférieure. Il y a donc ici un degré intermédiaire entre le cas précédent et la règle géné-

(1) Dans l'*Agraphis campanulata*, l'anticline m'a toujours offert quatre noyaux.

rale. En outre, dans le *Tulipa* et le *Lilium*, la cellule sous-épidermique ne se divise pas et devient directement sac embryonnaire.

M. Fischer, de son côté, a rencontré dans le *Melica nutans* un cas analogue à celui du Narcisse; mais chacune des deux cellules contenait seulement deux noyaux; la cellule inférieure donnait également le sac embryonnaire. Il explique le fait en admettant que la cellule primitive donne naissance à quatre noyaux et que, pour une cause quelconque, le second partage des noyaux n'est pas suivi, comme le premier, d'un partage des cellules ; il y a développement précipité.

On pourrait aussi supposer, dit cet auteur, que la cellule primitive du *Melica* ne se divise qu'en deux cellules dont l'inférieure représente le sac embryonnaire. L'augmentation constante des noyaux dans la cellule supérieure devrait alors être considérée comme un développement continué; elle nous montre que cette cellule aurait également pu produire un sac embryonnaire.

M. Fischer rejette cette seconde explication, uniquement parce que la cellule supérieure est toujours refoulée. Il me semble cependant qu'en présence des cas rencontrés par M. Mellink, elle est la plus rationnelle.

J'ai constaté de même que, dans le *Cercis*, les deux cellules qui surmontent celle qui se développe en sac embryonnaire, présentent souvent deux noyaux, avant même que cette dernière ait divisé le sien propre et se soit agrandie.

Dans le *Phaseolus*, l'*Erythrina*, la présence de deux noyaux dans l'avant-dernière cellule de la série axile est à peu près constante. Cependant, c'est toujours la dernière seule qui donne le sac embryonnaire.

Ces faits paraissent montrer que le sac embryonnaire pourrait tout aussi bien provenir d'une des cellules autre que l'inférieure, et qu'une certaine équivalence tend à s'établir entre les éléments de la série axile. Le seul fait constant jusqu'à ce jour, c'est que le sac embryonnaire est dû à l'agrandissement d'une seule cellule.

Mais quelle est la raison d'être des partitions de la cellule subapicale ou cellule mère primordiale? Aucune hypothèse ne peut en rendre compte d'une façon absolument satisfaisante, surtout si l'on accorde à cette cellule, dès son apparition, comme on le fait généralement, une spécialisation et un rôle bien déterminé par rapport aux autres cellules du nucelle. Il m'a paru cependant que dans un assez grand nombre de cas, ces partitions sont sous la dépendance du mode général d'accroissement et de division cellulaire.

En effet, l'évolution du sac embryonnaire est plus ou moins rapide, puisque nous l'avons vu se constituer tantôt avant l'allongement des téguments, tantôt au contraire après la formation presque complète des tissus ovulaires. Dans le premier cas, la cellule subapicale ou cellule mère primordiale n'offre pas de divisions transversales; dans le second, les divisions qui se produisent vers le haut ressemblent fort à celles de la cellule apicale. Ce qui montre que la cellule inférieure est généralement la seule prédestinée, c'est que parfois la cellule adjacente à la calotte et même celle qui la suit se cloisonnent au centre dans le sens longitudinal : c'est ainsi qu'une cloison apparaît entre les deux noyaux de l'avant-dernière cellule du *Phaseolus*. A ce caractère distinctif peut venir s'ajouter l'accumulation de substance amylacée uniquement dans la cellule inférieure, comme dans les Acacias. Sa situation centrale a pour but de l'enrichir des matériaux qui proviennent de la résorption des tissus circonvoisins. On voit souvent tous les éléments de la série axile prendre un aspect spécial avant le refoulement; le même phénomène se manifeste ensuite dans les cellules latérales et inférieures dont le contenu plasmique est résorbé dans le cours du développement du sac embryonnaire.

L'hypothèse de M. Warming reposait en grande partie sur la nature épaisse et collenchymateuse des cloisons formées dans la cellule mère primordiale, offrant une grande ressemblance avec celles de l'anthère. Ne peut-on pas dire, avec autant de raison, que cet aspect est dû, soit à leur apparition toute récente, soit à la rapidité de leur résorption?

Il est à remarquer en outre que le cloisonnement a des tendances à se continuer dans le sac embryonnaire lui-même. Après la division du noyau primaire en deux parties qui se rendront bientôt aux deux extrémités du sac, on observe souvent à l'équateur du tonneau, formé par les fils qui les unissent, un commencement de plaque cellulaire sous forme de granulations qui ne vont pas jusqu'à s'organiser en une plaque continue et ne tardent pas à disparaître. Le phénomène s'arrête donc à un moment donné et se réduit à la division nucléaire, en vue de la formation si remarquable des huit noyaux du sac embryonnaire.

Si donc le phénomène de la division peut nous donner, jusqu'à un certain point, la raison d'être des cloisonnements de la cellule mère primordiale, l'épaisseur et la réfringence des cloisons sont impuissantes à nous renseigner sur la nature morphologique du sac embryonnaire.

Les Légumineuses n'offrent pas d'exception à la loi générale de M. Strasburger, quant aux divisions qui se passent dans le sac embryonnaire. On observe seulement que les plans dans lesquels elles ont lieu peuvent varier avec la forme de la cavité.

Lorsqu'elle est arrondie ou ovoïde, comme dans les *Medicago*, le *Cytisus Laburnum*, la ligne de partage du noyau supérieur est sensiblement parallèle à l'axe longitudinal du sac embryonnaire, et les deux nouveaux noyaux se trouvent dès lors placés au même niveau; celle du noyau inférieur est perpendiculaire à cet axe, et les deux noyaux sont superposés. Bientôt, l'un des noyaux du sommet du sac se trouve plus élevé que l'autre; il se divise pour donner les synergides, tandis que celui-ci produit l'oosphère et un noyau polaire sous-jacent. Les deux noyaux inférieurs du sac se divisent dans des plans symétriques aux premiers; mais, après que le noyau polaire s'est détaché des trois antipodes, celles-ci se placent au même niveau ou se superposent plus ou moins régulièrement suivant la forme du sac embryonnaire à la base.

Lorsque le sac est étroit, comme dans le *Phaseolus*, la di-

rection réciproque des lignes de partage est plus constante. Les deux noyaux du sommet sont toujours superposés dès l'origine, comme les deux noyaux inférieurs.

Les synergides sont plus ou moins étroitement accolées au sommet du sac embryonnaire. Le noyau de chacune d'elles est généralement central ou reporté vers le haut par suite de l'apparition d'une vacuole à la base ; rarement la vacuole lui est superposée. Chez les Mimosées, les synergides atteignent parfois une grande longueur.

L'oosphère est insérée latéralement et descend au-dessous des synergides. Son aspect est variable au moment de la fécondation : tantôt elle se présente comme une cellule assez grosse, à membrane très distincte et à noyau situé vers la base ; tantôt elle n'est limitée que par une simple condensation de la substance protoplasmique et semble alors comme suspendue aux synergides, dont elle se distingue par son contenu granuleux et par son noyau situé généralement vers la base.

Les trois antipodes sont accolées au fond du sac et se revêtent généralement d'une membrane délicate. Dans le *Phaseolus* cependant, où on les trouve superposées, les cloisons qui les séparent peuvent être épaisses. Mais lorsque la cavité s'élargit de bonne heure dans sa partie inférieure, elles s'écartent l'une de l'autre et présentent l'aspect de noyaux dépourvus de membrane cellulaire; on ne les retrouve plus au moment de la fécondation. C'est chez les Mimosées et les Cæsalpiniées qu'elles sont le plus développées; elles s'y montrent comme des cellules à membrane assez épaisse et persistent jusqu'à l'accomplissement du phénomène. Il y a loin cependant de leur aspect chez ces dernières plantes à celui qu'elles revêtent chez les Renonculacées ou les Papavéracées, où elles acquièrent même parfois un certain développement après la fécondation. Elles apparaissent chez les Légumineuses comme des productions stériles dont la destinée offre une opposition frappante, malgré leur commune origine, avec les autres formations du sac embryonnaire.

La fusion des deux noyaux polaires se fait en des points variables du sac embryonnaire; elle est complète avant la fécondation, sauf parfois chez les Viciées. Le noyau secondaire reste sur la ligne médiane lorsque la cavité est rectiligne, comme chez les Mimosées et les Cæsalpiniées; il se place contre la paroi interne chez les Papilionacées.

Cette fusion remarquable, parfaitement établie déjà dans un assez grand nombre de plantes, doit faire modifier les idées admises avant la découverte de M. Strasburger sur la nature morphologique du sac embryonnaire. Puisque l'assimilation des noyaux du sac avec des spores n'est rien moins que prouvée, on peut admettre cette hypothèse que toutes les cellules nées dans le sac embryonnaire des Angiospermes représentent des cellules endospermiques analogues à celles qui se forment dans le sac embryonnaire des Gymnospermes; l'oosphère formerait à elle seule un archégone très réduit, les synergides n'étant elles-mêmes que des cellules d'endosperme adaptées à une fonction nouvelle; l'albumen qui naît après la fécondation, par la division du noyau secondaire, ne serait que la reprise d'un développement qui s'était interrompu.

II. — *L'embryon.*

J'arrive maintenant au second ordre de déductions concernant l'embryon à partir de sa naissance.

Le premier fait, dont la constance est absolue, consiste en ce que la première cloison formée dans la cellule fécondée a lieu dans le sens transversal. A partir de ce moment les variations les plus nombreuses affectent le proembryon.

Tantôt les deux parties qui résultent des segmentations des deux cellules primitives concourent ensemble à la constitution de l'embryon; tantôt elles se différencient en embryon proprement dit et en suspenseur.

Le premier cas nous est offert par les Mimosées et quelques Hédysarées; il n'y a par conséquent pas de suspenseur. La confusion des deux segments primitifs est très prononcée; il

est impossible de déterminer la part qui revient à chacun d'eux dans la constitution du corps embryonnaire.

Or, si le suspenseur n'existe pas, que deviennent les généralisations de quelques auteurs sur l'origine des tissus à l'extrémité radiculaire? Rien, ni dans la marche des segmentations, ni dans la forme et la disposition des cellules, n'autorise à considérer la cellule supérieure primitive comme l'hypophyse de Hanstein.

Jusqu'ici on ne connaissait qu'un fort petit nombre de plantes à embryon dépourvu de cet organe, appartenant, à une ou deux exceptions près, aux Monocotylédones : on cite, d'après Schacht, les représentants des genres *Epipactis* et *Listera*, chez les Orchidées. M. Treub a vérifié le fait dans le *Listera ovata*, l'*Epipactis palustris*, *latifolius*; il y a ajouté le *Cypripedium spectabile*; M. Hegelmaier en a constaté l'absence dans le *Pistia stratiotes*, M. de Solms-Laubach, dans les *Tinnantia* et *Heterachtia*. On connaît chez les Dicotylédones le *Corydalis cava*.

Mes recherches viennent ajouter tout un groupe de Légumineuses à la liste précédente.

Dans le second cas, où le proembryon se compose de deux parties distinctes, on remarque les variations les plus grandes dans leur volume, leur structure et leur forme. Elles se différencient à des périodes très différentes du développement, selon le type d'après lequel se constitue le suspenseur.

Quelques-uns de ces types sont absolument constants, tandis que d'autres offrent des modifications insensibles. Ainsi :

1° Le suspenseur peut être rudimentaire, formé de trois ou quatre cellules superposées, ne présentant jamais que des divisions peu nombreuses dans le cours du développement : *Soja*, *Amphicarpæa*, *Trifolium*;

2° Il se compose de deux paires de cellules placées en croix, celle du sommet atteignant une longueur considérable, celle de la base prenant la forme sphérique, toutes deux remarquables par la pluralité constante des noyaux : *Viciées*, à l'exception du *Cicer arietinum*;

3° Il est formé d'une file de cellules particulières, en nombre variable : *Ononis ;*

4° Il présente un plus ou moins grand nombre de paires cellulaires, qui sont ou superposées dans un même plan vertical : *Lupinus*, ou en alternance assez régulière : *Cicer arietinum ;*

5° Il a la forme d'un corps cellulaire très allongé, à éléments ou bien distincts de l'embryon : *Medicago, Trigonella*, etc., ou bien peu distincts : *Galega*, ou encore largement confondus avec lui : *Phaseolus*, etc. ;

6° Le corps cellulaire est une masse ovoïde ou arrondie qui peut différer quant au volume, quant à la forme des cellules, à leur nombre, à leur disposition, à leur contenu, enfin à leurs relations avec l'embryon : *Cercis*, *Anthyllis*, *Cytisus*, etc.

Le type est par conséquent soumis à des variations selon les genres d'une même tribu ; il se maintient avec ses caractères essentiels dans les limites d'un même genre. Je dois néanmoins faire remarquer ici que, dans d'autres plantes, telles que les Fumariacées, à côté du *Corydalis cava* privé de suspenseur, se trouve le *Corydalis ochroleuca* qui en possède un très développé.

La famille des Légumineuses réunit en elle les variations qu'on a signalées dans les autres plantes. Nous savons que le suspenseur est très réduit, chez les Monocotylédones, dans quelques *Iris*, le *Tigridia pavonina*, le *Typha angustifolia*, le *Sparganium ramosum*, le *Muscari comosum ;* chez les Dicotylédones, dans la plupart des Crucifères, Primulacées, Labiées, Scrophularinées. Il devient compliqué chez les Monocotylédones, dans quelques Orchidées ; chez les Dicotylédones, dans le *Geranium* et le *Tropæolum*.

Dans la majorité des Légumineuses cet organe n'a aucune relation anatomique essentielle avec l'embryon. Il suffit pour s'en convaincre d'examiner les *Ononis*, où toutes les cellules se détachent et meurent, y compris celle qui touche à l'embryon ; les Viciées, les Lupins, où l'indépendance de l'embryon est encore plus grande.

On ne saurait donc trouver ici, pas plus que dans les plantes où le suspenseur n'existe pas, rien qui corresponde à l'hypophyse.

L'*Ononis alopecuroides* nous a fourni un cas très intéressant, où la dernière cellule du suspenseur, enfoncée dans les tissus embryonnaires, offrait parfois quelques divisions, comme si elle avait dû concourir à la formation de l'extrémité de l'axe. Nous avons vu cependant qu'il n'en est rien et que la radicule, aussi bien que la coiffe, est due à l'assise génératrice au sommet du cylindre central, dont les divisions répétées remplissent peu à peu l'excavation primitive.

Il est tout aussi difficile, sinon même impossible, de prétendre que, dans les autres cas, cette cellule entre pour une part déterminée dans la constitution de l'embryon.

Dans les *Medicago*, par exemple, le volume des cellules du suspenseur et surtout leur contenu granuleux permettent d'établir une ligne de démarcation assez nette et de reconnaître que malgré les nombreuses segmentations de la partie inférieure, cet organe reste constamment distinct du corps embryonnaire. La difficulté commence avec le *Galega*, pour augmenter avec le *Phaseolus* et avec tous les cas, dont le Cytise offre un bel exemple, où l'embryon est largement uni au suspenseur.

Lorsque celui-ci n'est formé que d'un très petit nombre de cellules superposées, comme dans le *Trifolium*, le *Soja*, celle qui touche à l'embryon se divise un plus grand nombre de fois que ses congénères, pour suivre le développement en diamètre du corps embryonnaire ; elle concourt alors à former les assises terminales de la coiffe, mais les assises internes et la couche génératrice centrale se forment indépendamment du suspenseur. La comparaison des cas de ce genre avec les Mimosées et les Cæsalpiniées, chez lesquelles les initiales du cylindre central et de la couche corticale sont profondément enfoncées dans les tissus dès les premières différenciations internes, ne laisse aucun doute à cet égard.

Considérons à présent la formation et l'accroissement de l'embryon lui-même.

Après la première segmentation transversale qui suit la fécondation, tantôt la cellule inférieure apparaît déjà comme la cellule mère de l'embryon ; tantôt celle-ci ne se différencie qu'après de nouvelles divisions du proembryon.

Le premier cas nous est offert par les *Lotus*, *Tetragonolobus*, *Trifolium*, *Medicago*, *Anthyllis*, *Phaseolus*, etc. Le second cas se rencontre dans les Viciées, où la cellule mère naît presque aussitôt dans la cellule inférieure, et dans le *Galega*, où les deux cellules terminales du proembryon allongé ne se différencient qu'au bout d'un certain temps. Nous remarquerons aussi que, dans ce dernier exemple, les deux cellules concourent simultanément à la constitution du corps embryonnaire, dont les deux segments paraissent également développés, aussi longtemps que les lignes primitives de segmentation peuvent être suivies. Dans les Lupins, nous avons vu que l'embryon provient de deux cellules très petites.

Lorsque le proembryon a une forme globuleuse et se compose de cellules d'égal volume, comme dans le Cytise, il est presque impossible de distinguer les uns des autres les éléments qui proviennent de la cellule mère ; on n'y parvient que par la comparaison de formes plus simples dérivées du même type.

Il ne faudrait pas non plus croire que la première cloison apparue dans la cellule mère est toujours longitudinale : les Viciées nous en ont donné la preuve. Cette cloison, quand elle est longitudinale, est presque toujours située dans le plan de symétrie. Dès la formation de la première cloison transversale de la cellule mère, le mode d'accroissement du globule embryonnaire n'autorise en rien les généralisations qu'on a cru pouvoir établir. Parfois, en effet, le cloisonnement horizontal se continue dans les cellules primitives avant qu'il apparaisse des segmentations dans une autre direction (*Anthyllis*, *Phaseolus*) ; plus souvent aussi, les cloisons obliques sont plus précoces et la marche se rapproche davantage de celle du

Capsella (Viciées, *Trifolium*, *Ononis*, *Medicago*); les deux cas peuvent également se rencontrer dans le même genre (*Lathyrus*).

Je crois donc qu'il ne faut pas accorder à ces variations plus d'importance qu'à la loi même de Hanstein.

L'épiderme s'isole plus ou moins rapidement à la surface du globule embryonnaire, avant l'apparition des cotylédons. Dans l'embryon pourvu d'un suspenseur, comme dans celui qui en est privé, c'est au moment où se dessinent les deux proéminences cotylédonaires qu'une cloison tangentielle apparaît dans l'épiderme à peu de distance de l'extrémité radiculaire et marque l'origine de la coiffe. Celle-ci est par conséquent d'origine épidermique; c'est là un fait constant. A partir de ce moment les rapports qu'elle présente avec la couche corticale peuvent offrir des variations considérables durant le cours du développement. Tantôt la coiffe conservera son origine épidermique; tantôt, au contraire, et c'est le cas le plus fréquent, elle proviendra du dédoublement des assises externes, puis des assises internes, ou même de toutes les assises de l'écorce.

C'est surtout dans des embryons dépourvus de suspenseur, tels que ceux des Acacias, que les différenciations des tissus internes se montrent avec le plus de netteté. Le cylindre central y devient visible avant l'apparition des cotylédons. Il est surmonté par un petit groupe de cellules plus grandes qui constituent les initiales communes au sommet. Par contre, dans les Viciées, les cotylédons ont déjà pris un accroissement considérable alors que l'axe est encore très réduit et qu'aucune différenciation interne n'est appréciable; en outre, les cotylédons, considérés chacun en particulier, peuvent être asymétriques.

Les dimensions de l'axe, comparées à celles des cotylédons, sont très variables. Il est très court dans la plupart des Mimosées, et présente, longtemps avant son accroissement définitif, les lobes de ses premières feuilles composées. L'embryon est moins avancé dans son développement à la maturité chez les

autres Légumineuses, comme on peut en juger par l'état des formations vasculaires.

Enfin, les Mimosées nous ont donné le premier exemple connu du développement des synergides en embryons, en nous montrant comment ces deux cellules peuvent parfois participer de la nature de l'oosphère.

L'albumen doit être envisagé à différents points de vue.

Il offre deux états dans le sac embryonnaire : celui de noyaux libres sur la paroi, et celui d'un tissu parenchymateux transitoire ou permanent. Le second succède partout au premier, sauf chez les Viciées vraies.

Dans l'accomplissement de la division du noyau secondaire du sac embryonnaire, on remarque parfois à l'équateur du tonneau, après l'arrivée des deux moitiés de la plaque nucléaire aux deux pôles du fuseau, un commencement de plaque cellulaire qui ne tarde pas à disparaître, en même temps que les filaments eux-mêmes : il y a donc là une sorte de développement précipité.

Le fuseau nucléaire varie dans sa grandeur suivant les groupes. Chez les Viciées, les fils sont très peu visibles, la plaque nucléaire est formée de granulations sans ordination régulière, du moins dans la plupart des cas ; après le clivage de la plaque, dans le *Faba*, on voit les deux moitiés arrivées aux pôles sous forme de granulations encore distinctes et disposées très régulièrement suivant une ligne perpendiculaire à l'axe du fuseau. Dans les autres Légumineuses, la plaque nucléaire m'a toujours paru composée de granulations distinctes à l'origine.

Jusqu'à l'apparition des premières cloisons de l'albumen dans le protoplasma pariétal, en une région déterminée du sac embryonnaire, les noyaux continuent à présenter le mode de division normal. Chez les Viciées, les phénomènes qu'ils offrent dans le sac embryonnaire sont parallèles à ceux que j'ai décrits dans les grandes cellules du suspenseur. La fragmentation se montre comme un phénomène de sénilité, une évolution propre du noyau. L'étude du suspenseur nous a

révélé en outre ce fait, que la division nucléaire peut affecter une complète indépendance à l'égard de la division cellulaire.

Les premières cloisons cellulaires de l'albumen apparaissent au sommet du sac embryonnaire, excepté chez les Lupins, où se manifestent clairement les relations étroites qui existent entre l'embryon et ce tissu alimentaire. J'ai montré que dans ce genre il n'y avait pas d'exception à la règle générale concernant l'origine des cloisons sur la paroi du sac embryonnaire.

Chez les Mimosées et les Cæsalpiniées, un plus grand nombre de noyaux libres sur la paroi entrent simultanément dans la constitution du tissu de l'albumen ; chez les *Anthyllis*, la même tendance se remarque sur toute la surface interne du sac embryonnaire.

La simultanéité de la division est un fait absolument général pour les noyaux libres et pour les noyaux des cellules ; mais les stades varient quelque peu pour les premiers et plus encore pour les seconds, suivant la place et l'âge considérés.

Dans les deux cas, les réactifs permettent de distinguer la substance du noyau du plasma environnant et de reconnaître que les fils du fuseau et ceux du tonneau sont empruntés au plasma. On constate également que, dans la plupart des cas, la cellulose n'apparaît dans la plaque cellulaire qu'après la division complète de la cellule, mais que parfois elle se montre déjà alors que la plaque ne touche encore que d'un seul côté à la paroi.

Quelle que soit la destinée de l'albumen, qu'il doive disparaître ou se changer en un tissu dur et corné, les parois de ses cellules sont toujours très délicates jusqu'au moment où l'embryon atteint ses dimensions définitives ; c'est à ce moment que la résorption est complète ou que commence la transformation.

La présence d'un albumen à la maturité peut être considérée en général comme une marque d'infériorité.

Nous l'avons vu réduit à des noyaux libres chez les Viciées.

Dans un même genre, sa présence n'est pas constante (*Cæsalpinia*, *Anthyllis*). Il me semble aussi qu'on ne peut attribuer d'importance, dans la classification, à ces quelques assises cellulaires comprimées et aplaties qui persistent généralement, mais non constamment, dans un certain nombre de Papilionacées, sur la face dorsale des cotylédons.

L'étude de ce tissu donne également lieu à des considérations d'un autre ordre, quand on recherche par quelle succession de phénomènes est assurée dans le cours du développement la nutrition de l'embryon.

L'époque où l'albumen apparaît varie dans des limites assez étendues, facilement appréciables par un examen comparé. Chez les Mimosées, l'embryon offre à peine une douzaine de cellules que déjà le tissu prend naissance et l'englobe entièrement au sommet du sac embryonnaire. Il en est de même chez les Cæsalpiniées et, parmi les Papilionacées, chez les plantes dont le suspenseur est nul ou rudimentaire.

Mais on a vu que, dans d'autres cas, où le suspenseur est très développé, l'albumen ne se montre qu'à une période plus reculée, alors que l'organe qui rattache l'embryon aux tissus ovulaires entre lui-même en résorption. Nous avons pu remarquer de même que le suspenseur, soumis à tant de variations de forme et de structure, n'a pas avec l'embryon de relations anatomiques essentielles. Beaucoup de ces variations trouvent assurément leur raison d'être dans la forme même de la cavité dans laquelle l'embryon doit pouvoir se développer librement; mais il est aussi des cas nombreux où cette raison ne saurait être invoquée pour rendre compte des dimensions et de la nature des cellules du suspenseur.

C'est dans ces conditions qu'apparaissent les rapports de l'albumen avec la masse cellulaire de cet organe, entre lesquels paraît s'établir une véritable équivalence physiologique. Certes, on ne pourrait aller jusqu'à prétendre que chez les plantes, comme les Viciées, où l'albumen n'est jamais représenté que par un petit nombre de noyaux libres sur la paroi du sac embryonnaire, les noyaux multiples et le contenu pro-

toplasmique des énormes cellules du suspenseur tiennent lieu de ce tissu ; ni même que chez celles où le suspenseur est très développé, la fonction principale, nécessaire de cet organe soit de contribuer à la nutrition embryonnaire ; mais il n'est pas irrationnel d'admettre que, dans certains cas, il ne joue pas simplement un rôle de fixation.

Les dimensions considérables qu'il atteint parfois, alors que l'embryon lui-même est encore relativement fort réduit, l'accumulation simultanée dans ses cellules de substances azotées et hydrocarbonées de nature variée, la résorption de ces substances durant les premières phases du développement embryonnaire, antérieurement à la formation de l'albumen, le rendent entièrement comparable à ce dernier tissu, dont la destinée est partout la même, qu'il soit d'ailleurs transitoire ou qu'il persiste à la maturité en vue d'une utilisation ultérieure. On reconnaît ici encore la vérité de cette loi physiologique, que le même but peut être atteint par des voies différentes, depuis l'évolution de la cellule fécondée jusqu'aux dernières phases de l'accroissement embryonnaire, et que parfois un organe nul ou rudimentaire dans la plupart des cas, sans rapports nécessaires avec l'embryon, peut néanmoins se spécialiser jusqu'à un certain point et concourir à la nutrition du jeune être en voie de formation.

Tel est l'ensemble des résultats que m'a fournis cette étude. Il y aurait lieu de s'arrêter à des considérations d'un autre ordre, si l'état actuel de nos connaissances en embryogénie végétale permettait d'aborder une question des plus intéressantes et de rechercher la place qu'on pourrait assigner dans la série végétale à la classe des Légumineuses. A part les grandes lignes qu'elle a permis de tracer chez les Phanérogames, cette partie de la science n'a pas encore fait des progrès suffisants pour qu'on puisse discuter cette question. Les recherches de ces dernières années ont déjà permis de tenter quelques essais dans cette voie ; elles demandent à être poursuivies. Ce n'est qu'après un examen approfondi d'un grand nombre de groupes

qu'on pourra connaître la valeur réelle des caractères d'ordre primordial, tirés de l'embryogénie, au point de vue de la généalogie des êtres qui composent les grands embranchements des plantes Phanérogames.

Ces recherches ont été faites au laboratoire d'anatomie et de physiologie végétale du Muséum, sous la bienveillante et précieuse direction de M. le professeur Van Tieghem.

EXPLICATION DES PLANCHES

Abréviations : nu, nucelle ; — *épn*, épiderme du nucelle ; — *se*, sac embryonnaire ; — *tp*, tube pollinique ; — *ti*, tégument interne ; — *te*, tégument externe ; — *sp*, suspenseur ; — *e*, embryon ; — *ép*, épiderme embryonnaire ; — *éc*, écorce ou couche corticale ; — *cc*, cylindre central ; — *pr*, péricambium ; — *co*, coiffe ; — *ag*, assise génératrice commune ; — *a*, axe embryonnaire ; — *ct*, cotylédons ; — *al*, albumen.

PLANCHE I.

Fig. 1-5. Nucelle de l'*Acacia retinodes*, avec la succession du développement de la cellule mère du sac embryonnaire. Gross. 340.

Fig. 1. La cellule sous-épidermique primitive occupe le sommet de l'assise cellulaire centrale du nucelle. Gross. 340.

Fig. 2. Cette cellule s'est divisée horizontalement et a donné la cellule apicale et la cellule subapicale. En même temps, les assises sous-épidermiques du nucelle se sont dédoublées dans le sens tangentiel. Gross. 340.

Fig. 3. Division simultanée des cellules apicale et subapicale vers le centre ; celle-ci se distinguait déjà auparavant par son volume plus marqué et par ses granulations protoplasmiques très fines. Le tégument interne n'a pas encore fait son apparition. Gross. 340.

Fig. 4. Une seconde cloison s'est formée dans la cellule subapicale, en direction basipète ; comme la première, elle est légèrement épaissie vers le centre. La cellule apicale s'est également divisée une deuxième fois horizontalement ; l'épiderme s'est dédoublé à plusieurs reprises au sommet du nucelle ; l'origine du tégument interne se voit à droite de la figure, au-dessous du niveau de la cellule qui va devenir le sac embryonnaire. Gross. 340.

Fig. 5. La cellule inférieure née dans la subapicale s'agrandit aux dépens des deux autres ; les cloisons se courbent vers le haut, les noyaux perdent leur contour.

Fig. 6. *Acacia salicina.* La cellule subapicale a donné quatre compartiments dont l'inférieur devient sac embryonnaire. Gross. 340.

Fig. 7. *Acacia farnesiana.* Le nucelle ovoïde offre dans sa partie centrale une grande cellule avec noyau entouré de grains amylacés remplissant toute la cavité. Les deux cellules qui la surmontent dérivent, comme elle, de la subapicale et ne contiennent que des granulations protoplasmiques autour de leur noyau. Une plus petite cellule, située au-dessous de celle qui deviendra le sac embryonnaire, appartient au tissu sous-jacent à la cellule subapicale et a simplement suivi l'élargissement de la cellule mère du sac embryonnaire. La cellule apicale est restée indivise. Gross. 340.

Fig. 8. *Acacia albida.* Les deux cellules inférieures semblent équivalentes à l'origine; il est impossible de prévoir quelle sera la cellule mère du sac embryonnaire. Gross. 340.

Fig. 9. Même espèce. L'avant-dernière cellule se développe en sac embryonnaire; l'inférieure représente une anticline. Gross. 340.

Fig. 10. Sac embryonnaire adulte d'un *Acacia.* Les deux synergides sont allongées, pyriformes; l'oosphère descend plus bas et présente un noyau plus gros; au-dessous d'elle est le noyau secondaire du sac embryonnaire pourvu de deux nucléoles; les trois antipodes sont visibles au fond de la cavité. Gross. 340.

Fig. 11. Ovule d'*Acacia* à l'époque de la fécondation. Gross. 50.

Fig. 12-18. Embryons d'*Acacia retinodes.*

Fig. 12. Première cloison formée après la fécondation. Gross. 380.

Fig. 13-17. Succession du cloisonnement des deux cellules primitives. La figure 17 montre l'épiderme à cellules épaisses recouvrant l'embryon. Gross. 380.

Fig. 18. Commencement de différenciation des tissus embryonnaires. La coiffe n'a pas encore fait son apparition vers le sommet. Gross. 380.

Fig. 19. *Acacia farnesiana.* Forme allongée; l'épiderme se dédouble pour donner la coiffe; les initiales communes à l'écorce et au cylindre central sont distinctes vers le sommet, mais le péricambium n'est pas encore nettement différencié. Gross. 300.

Fig. 20. La coiffe est encore fort peu développée et se distingue à peine des assises corticales dont les éléments diminuent de volume au sommet; son assise externe continue l'épiderme de la tigelle en revêtant les mêmes caractères que lui. Le péricambium est distinct à partir des initiales communes; le cylindre central est formé de cellules plus étroites que la couche corticale. Gross. 300.

Fig. 21. Coupe transversale au niveau des initiales communes, faite sur un embryon plus âgé, pour montrer la disposition de la colonne centrale. Gross. 300.

Fig. 22. Coupe longitudinale axiale présentant les dédoublements des assises corticales externes contribuant à former la coiffe, sous laquelle on ne peut suivre l'épiderme de la tigelle. Gross. 300.

Fig. 23-24. *Acacia melanoxylon.* L'axe se renfle vers le milieu de sa longueur grâce à l'augmentation de volume des cellules de l'écorce, dont les assises se continuent sans interruption au sommet, où les cellules s'aplatissent.

Dédoublement épidermique marquant l'origine de la coiffe réduite à deux assises vers le sommet; la formation de cet organe est moins précoce que dans les cas qui précèdent. Gross. 180.

Fig. 25. *Mimosa pudica.* Embryon semblable à celui des Acacias dans le jeune âge. Gross. 340.

Fig. 26-33. *Mimosa Denhartii.* Polyembryonie.

Fig. 26. Partie du nucelle, dont l'épiderme est gélifié au sommet. Trois cellules occupent la partie supérieure du sac embryonnaire; l'une d'elles descendant plus bas que ses voisines est l'oosphère. La présence de plusieurs noyaux endospermiques sur la paroi du sac embryonnaire montre que la fécondation a déjà eu lieu; les synergides n'ont cependant pas disparu: celle qui occupe le premier plan a conservé son noyau, l'autre n'en offrait pas, même par le changement de la mise au point. Gross. 480.

Fig. 27. Le sommet du sac embryonnaire est occupé par une masse de plasma réfringent provenant de la désorganisation des synergides. L'œuf a donné un embryon à segmentations régulières; les cellules de l'albumen ont déjà pris naissance sur la paroi du sac embryonnaire, mais seulement dans la région supérieure, représentée dans la figure. Gross. 480.

Fig. 28. Les deux embryons entourés par la paroi du sac embryonnaire sont à peu près de même volume; celui du second plan semble provenir de l'œuf, l'autre d'une synergide. Il n'y a pas encore de lignes de séparation dans le protoplasma entre les noyaux endospermiques. Gross. 480.

Fig. 29. Sac embryonnaire plus développé, recouvert par le plasma réfringent dû à la résorption des cellules épidermiques et sous-épidermiques. Un espace plus clair occupe le sommet; au-dessous se trouvent deux embryons inégalement accrus. Gross. 480.

Fig. 30. L'épiderme du nucelle n'a pas encore subi une gélification complète. Dans le sac embryonnaire, à gauche, est une cellule pyriforme, avec noyau et granulations, surmontant une vacuole; elle fait corps avec l'embryon situé sur la ligne médiane, au premier plan, et représente une des synergides encore douée d'activité vitale. Un deuxième embryon, un peu moins volumineux, occupe le second plan. Gross. 480.

Fig. 31. Les deux synergides et l'oosphère fécondée ont donné chacune un embryon. Celui qui est placé à droite, au-dessous des deux autres, est plus régulier et semble dû au développement de l'œuf. Gross. 480.

Fig. 32. Embryon normal offrant encore deux parties distinctes dérivées des deux cellules primitives formées aussitôt après la fécondation. Gross. 480.

Fig. 33. Embryon déjà parvenu à un certain âge, après l'avortement des deux autres, et dont l'origine ne peut être précisée. L'axe est irrégulier, les cotylédons sont inégaux. Gross. 180.

PLANCHE II.

Fig. 34. *Mimosa Denhartii.* Trois embryons insérés au même niveau et plus avancés en âge que dans les figures précédentes. C'est à partir de ce moment que l'un d'eux prend un accroissement prédominant. Gross. 480.

Fig. 35. Coupe axiale d'un embryon normal, à l'époque où les cotylédons ont

atteint une longueur double de celle de l'axe. La marche des divisions est irrégulière : le cylindre central n'est pas limité à l'égard de la couche corticale, les initiales communes forment un groupe encore peu distinct au sommet de l'axe embryonnaire. Gross. 240.

Fig. 36-38. *Schrankia uncinata*, embryons anormaux,

Fig. 36. Sur un axe normalement conformé s'insère un appendice qui dépasse l'extrémité de la coiffe à laquelle il adhère vers le sommet ; plus bas, la distinction est facile à voir, mais l'épiderme de la tigelle forme un petit bourrelet sur la base de l'appendice. Par sa position et sa structure, ce dernier n'est autre chose qu'un embryon avorté, provenant d'une synergide. Gross. 80.

Fig. 37. Embryon avorté vu par la face opposée à son insertion sur l'embryon normal; la moitié supérieure représente l'axe. Gross. 60.

Fig. 38. Soudure de deux axes embryonnaires au voisinage des cotylédons. Gross. 50.

Fig. 39-48. *Cercis siliquastrum.* Développement du sac embryonnaire.

Fig. 39. La cellule subapicale est plus volumineuse que ses voisines; l'origine des deux téguments ovulaires est visible sur la droite. Gross. 340.

Fig. 40. La cellule apicale et les cellules latérales sous-épidermiques se sont divisées parallèlement à la surface. Gross. 340.

Fig. 41. La cellule apicale a formé une petite calotte de six cellules disposées en deux séries parallèles. Gross. 340.

Fig. 42. La cellule subapicale a donné quatre cellules séparées par des cloisons plus épaisses et réfringentes vers le centre, contenant chacune un noyau entouré de fines granulations. L'épiderme s'est dédoublé au sommet. Gross. 340.

Fig. 43. Refoulement des trois cellules supérieures dont les noyaux se fondent dans le protoplasma, à mesure que les cloisons se courbent vers le haut. Les parois cellulaires appartenant au tissu latéral et supérieur commencent elles-mêmes à se gonfler. Le noyau primitif de la cellule mère s'est déjà divisé ; les deux noyaux jumeaux se portent aux deux extrémités opposées et sont séparés par une vacuole. Gross. 340.

Fig. 44. Les cellules de la file axile ont seules été représentées. Le noyau de la cellule mère, inférieure, est encore indivis, mais les deux cellules qui la surmontent en présentent chacune deux, qui disparaissent ensuite sous la pression exercée par la cellule mère. Gross. 340.

Fig. 45. Le tissu dérivé de la cellule apicale n'a pas été représenté ; il n'offrait un commencement de résorption que dans ses cellules inférieures plus rapprochées du sac embryonnaire. Les cloisons et le contenu protoplasmique des trois cellules superposées à la cellule mère ont donné une épaisse couche de protoplasma au sommet du sac. Les deux noyaux opposés se sont divisés suivant deux plans perpendiculaires l'un à l'autre, une vacuole centrale les sépare. Gross. 340.

Fig. 46. Quatre noyaux ont pris naissance à chacune des deux extrémités du sac embryonnaire; deux se détachent de leurs congénères pour se fusionner vers le centre et donner le noyau secondaire du sac embryonnaire. Cette figure présente en outre à la partie inférieure deux cellules pourvues chacune d'un

noyau, qui appartiennent à la file sous-jacente au sac embryonnaire dont elles ont suivi l'agrandissement, et qui n'ont de commun avec les anticlines véritables que le volume et la position. Gross. 340.

Fig. 47. Les trois noyaux du sommet ont constitué l'appareil femelle; les trois noyaux du bas, les antipodes; les deux autres ou noyaux polaires s'accolent à peu de distance de l'oosphère dans la couche protoplasmique qui revêt la paroi du sac embryonnaire. Gross. 340.

Fig. 48. Les synergides ont un noyau rejeté vers la paroi et une vacuole vers la base; l'insertion de l'oosphère sur le côté n'est pas visible. La fusion des noyaux polaires est complète. Gross. 340.

Fig. 49. *Cæsalpinia mimosoides*. Nucelle plus petit, avec trois cellules inégales dès l'origine, formées successivement dans la cellule subapicale; l'inférieure est la cellule mère. Gross. 340.

Fig. 50. Ovule du *Cercis*, à l'époque de la fécondation. Du côté externe, opposé au funicule, le tégument interne s'est dédoublé en quatre ou cinq assises cellulaires dans toute sa longueur. Le sommet du nucelle s'appuie contre le tégument externe; le sac embryonnaire est surmonté par le tissu provenant des divisions de la cellule apicale et par l'épiderme dédoublé. Gross. 40.

Fig. 51. *Cassia tomentosa*. Coupe longitudinale de l'ovule destinée à montrer la position et la forme du sac embryonnaire. Gross. 50.

Fig. 52-57. *Cercis siliquastrum*. Développement de l'embryon.

Fig. 52. Proembryon globuleux, dont les trois cellules supérieures représentent le suspenseur, les trois autres l'embryon. Gross. 340.

Fig. 53. Le suspenseur a pris un accroissement prédominant; l'embryon n'offre encore que trois cellules sur la coupe longitudinale optique.

Fig. 54. La limite entre les deux parties dérivées du proembryon est peu nette. Gross. 340.

Fig. 55. Elle est plus facile à tracer, en raison de la marche des segmentations et du volume inégal des cellules des deux régions superposées. Gross. 340.

Fig. 56. Accroissement progressif et simultané du suspenseur et de l'embryon; des divisions tangentielles commencent à isoler l'épiderme embryonnaire. Gross. 340.

Fig. 57. Développement prédominant du globule embryonnaire, largement uni au suspenseur. Gross. 280.

Fig. 58. *Gymnocladus canadensis*. Coupe longitudinale de l'axe au moment de la formation des cotylédons. L'origine de la coiffe se voit à peu de distance du mamelon terminal. Le sommet du cylindre central est occupé par un groupe d'initiales communes aux tissus qui convergent en ce point; des assises longitudinales parallèles se forment sur la ligne médiane et constituent la colonne. Gross. 340.

Fig. 59-62. *Cæsalpinia mimosoides*. Succession du développement embryonnaire. Gross. 340.

Fig. 63-65. *Gymnocladus canadensis*. Albumen.

Fig. 63. Coupe longitudinale du tissu de l'albumen. Les cellules sont d'autant plus grandes qu'on s'éloigne davantage de la paroi du sac embryonnaire. Gross. 260.

Fig. 64. Division des cellules de l'albumen, à différents stades, à quelque distance de la paroi du sac embryonnaire. Gross. 520.

Fig. 65. Noyaux libres sur la paroi, dans la partie profonde du sac embryonnaire, destinés à se résorber dans le protoplasma ambiant. Gross. 520.

PLANCHE III.

Fig. 66-72. *Orobus angustifolius.* Développement du sac embryonnaire.

Fig. 66. Cellule sous-épidermique primitive, terminant une file cellulaire appartenant à la partie convexe du nucelle. L'origine des deux téguments est visible sur la gauche. Gross. 340.

Fig. 67. La cellule axile sous-épidermique s'est divisée horizontalement en deux cellules superposées à peu près égales. Gross. 340.

Fig. 68. La cellule apicale est restée indivise; la subapicale présente une cloison vers le haut. Gross. 340.

Fig. 69. La cellule apicale paraît s'être divisée, tandis que la subapicale n'aurait pas formé de cloisons à son intérieur. Gross. 340.

Fig. 70. Les cellules de la file axile superposées à la grande cellule mère offrent un aspect spécial et différent de celui des cellules sous-épidermiques latérales. Le nucelle s'est allongé sans s'accroître pour ainsi dire en largeur. Le refoulement des cellules qui surmontent la cellule mère s'accompagne de la résorption des noyaux. Gross. 340.

Fig. 71. Sac embryonnaire adulte : le nucelle tout entier, y compris l'épiderme, a disparu, à l'exception de quelques cellules à la base, où l'on voit parfois encore les antipodes; l'appareil femelle présente une oosphère à protoplasma plus dense que celui des synergides; la fusion des deux noyaux polaires est incomplète. Gross. 340.

Fig. 72. Ovule avant la fécondation. Gross. 50.

Fig. 73. *Faba vulgaris.* Partie supérieure du sac embryonnaire entièrement recouvert par les bords du tégument interne. Les synergides contiennent des granulations plasmiques assez grosses; leurs noyaux sont situés à la base. La membrane de l'oosphère est à peine distincte; les noyaux polaires ne sont pas encore fusionnés. Gross. 340.

Fig. 74-75. *Orobus angustifolius.* Développement embryonnaire.

Fig. 74. Sommet du sac embryonnaire occupé par l'œuf, après la fécondation et la résorption des synergides qui se sont changées en amas plasmiques brillants. Gross. 420.

Fig. 75. Premier cloisonnement transversal de l'œuf. Le noyau secondaire du sac embryonnaire ne s'est pas encore divisé. Gross. 420.

Fig. 76. Une nouvelle cloison transversale s'est formée dans la cellule inférieure, isolant à la partie inférieure la cellule mère de l'embryon. Deux noyaux ont pris naissance dans la cellule supérieure; la cloison longitudinale qui les sépare est située dans le plan de symétrie de l'ovule et par conséquent invisible dans la figure. Gross. 420.

Fig. 77. Même état du proembryon. Division du noyau secondaire du sac embryonnaire, avec plaque cellulaire transitoire. Gross. 420.

Fig. 78. Proembryon vu dans un plan perpendiculaire au plan de symétrie, pour montrer la cloison formée dans la cellule supérieure. Gross. 420.

Fig. 79. Sac embryonnaire entier avec le proembryon définitivement constitué, à la suite de l'apparition d'une cloison longitudinale, perpendiculaire au plan de symétrie, dans la cellule médiane. La cellule mère de l'embryon s'est elle-même divisée suivant ce plan par une cloison longitudinale invisible dans la figure et séparant les deux noyaux. Division des six noyaux contenus à ce moment dans le sac embryonnaire. Gross. 420.

Fig. 80. Proembryon avec deux noyaux dans chacune des cellules apicales. Le noyau des cellules basales est encore indivis; la cellule mère de l'embryon n'a pas formé sa première cloison. La figure est vue dans le plan de symétrie. Gross. 420.

Fig. 81. Même orientation du proembryon; les noyaux continuent à se multiplier dans les cellules apicales. La cellule mère de l'embryon s'est divisée dans le plan de symétrie. Gross. 420.

Fig. 82. Chaque cellule basale offre deux noyaux, encore incomplètement formés dans celle de droite, où le tonneau présente une plaque cellulaire transitoire. La cellule apicale visible dans la figure contient huit noyaux. La cellule mère de l'embryon s'est divisée en premier lieu dans le sens transversal, avant d'offrir une cloison longitudinale dans la cellule supérieure adjacente à la paire basale du suspenseur. Gross. 420.

Fig. 83. *Orobus aureus*. Division des noyaux dans la cellule apicale de droite. Les filaments sont encore visibles ; même on remarque à l'équateur de deux tonneaux placés vers le haut un rudiment de plaque cellulaire transitoire. La cellule apicale de gauche contient des noyaux qui vont entrer en division. Gross. 520.

Fig. 84. *Orobus angustifolius*. Disposition des noyaux multiples dans les cellules du suspenseur ; quelques-uns présentent deux nucléoles. Gross. 420.

Fig. 85. *Pisum sativum*. Division simultanée des noyaux dans les deux cellules apicales, dont une partie seulement a été représentée. Chaque moitié de la plaque nucléaire arrivée aux pôles du fuseau est formée de granulations assez grosses qui ont été colorées avec le vert de méthyle après l'action du carmin. Les filaments connectifs sont très visibles. Le plasma cellulaire s'amasse autour des noyaux en formation, d'où la production d'espaces d'apparence vacuolaire dans la substance interposée. La cellule basale visible dans la préparation offre cinq noyaux. L'embryon ne présente encore que deux cloisons parallèles à la surface, formées après un certain nombre de divisions horizontales. Gross. 520.

Fig. 86. *Pisum sativum*. Ovule en coupe longitudinale destinée à montrer la forme de la cavité et la position du suspenseur et de l'embryon. Gross. 20.

Fig. 87. *Lathyrus heterophyllus*. Embryon globuleux comme celui des *Orobus*, mais plus largement uni au suspenseur. L'épiderme est isolé à la surface ; les lignes primitives des segmentations internes sont encore visibles. Gross. 340.

Fig. 88. *Lathyrus odoratus*. Embryon de forme allongée, dont les divisions internes n'ont eu lieu qu'après l'apparition successive d'un certain nombre de cloisons horizontales. Gross. 340.

Fig. 89. Forme commune aux *Lathyrus*, peu de temps avant la formation des mamelons cotylédonaires. Cette coupe longitudinale montre l'absence de différenciations internes, la disposition des cellules au contact du suspenseur et quelques divisions tangentielles apparues tardivement dans l'épiderme. Gross. 340.

Fig. 90. *Ervum ervilia*. Coupe longitudinale de l'embryon cordiforme. Gross. 340.

Fig. 91-95. *Vicia narbonnensis*, pris comme type du genre.

Fig. 91. Coupe longitudinale dirigée perpendiculairement au plan de symétrie avant l'apparition des proéminences cotylédonaires. Gross. 340.

Fig. 92. Coupe longitudinale de même sens d'un embryon plus âgé, parvenu à la forme de biscuit, dont le grand axe est placé dans l'ovule perpendiculairement au plan de symétrie. Aucune différenciation interne n'est appréciable vers la partie où l'axe doit se former plus tard. Gross. 340.

Fig. 93. Embryon entier présentant au centre, entre les cotylédons, une proéminence correspondant à l'axe ; l'extrémité radiculaire n'est pas encore marquée. Gross. 60.

Fig. 94. Coupe dirigée par le milieu de l'axe très réduit comparativement aux cotylédons, dont un seul est visible dans la figure et asymétrique. Gross. 60.

Fig. 95. Coupe de l'ovule dans le plan de symétrie, destinée à montrer la position de l'embryon et des cotylédons dans la cavité. Gross. 10.

Fig. 96-98. *Orobus angustifolius*.

Fig. 96. Coupe de l'ovule après la destruction du suspenseur. L'axe embryonnaire a une forme différente de celle des *Vicia*. Gross. 10.

Fig. 97. Suspenseur âgé présentant l'aspect le plus ordinaire à la période de fragmentation. L'embryon est encore peu développé. Gross. 170.

Fig. 98. Noyaux en fragmentatiou vus à un plus fort grossissement. Gross. 340.

PLANCHE IV.

Fig. 99. *Cicer arietinum*. Suspenseur à cellules volumineuses disposées par paires alternantes dans la majeure partie de la longueur de l'organe. L'embryon est relativement fort petit. Gross. 200.

Fig. 100-108. *Cytisus Laburnum*. Développement du sac embryonnaire.

Fig. 100. Cellule subapicale encore indivise. Gross. 340.

Fig. 101. Première cloison formée vers le haut dans la cellule subapicale; cloisonnement longitudinal des cellules dérivées de la cellule apicale. Gross. 340.

Fig. 102. Deuxième cloison formée dans la cellule inférieure. Gross. 340.

Fig. 103. La cellule apicale est restée indivise ; la cellule inférieure de la série s'agrandit, grossit son noyau et se remplit de granulations protoplasmiques ; les deux cellules qui la surmontent commencent à se résorber. Gross. 340.

Fig. 104. Refoulement complet des cellules superposées au sac embryonnaire et du tissu latéral. Première division du noyau. Gross. 340.

Fig. 105-107. Évolution ultérieure des noyaux du sac embryonnaire. Gross. 340.

Fig. 108. L'épiderme du nucelle n'a pas été représenté. Le tube pollinique a élargi son extrémité renflée près du sommet du sac embryonnaire occupé par

des amas de plasma réfringent. Le noyau secondaire s'est déjà divisé. Gross. 380.

Fig. 109-115. *Spartium junceum*. Développement embryonnaire.

Fig. 109. Premier cloisonnement de l'œuf après la fécondation. Gross. 380.

Fig. 110. Chacune des deux cellules primitives s'est divisée dans deux plans différents. Gross. 380.

Fig. 111. Le sens de ces divisions est le même dans les deux cellules primitives. Gross. 380.

Fig. 112-113. Proembryons formés de deux parties inégales. Gross. 380.

Fig. 114. Le suspenseur, composé de grosses cellules vers le sommet, est peu distinct de l'embryon, surtout à droite de la figure. Gross. 380.

Fig. 115. Coupe longitudinale axiale au moment de l'apparition des cotylédons. Le suspenseur est resté stationnaire après avoir atteint les dimensions représentées dans la figure précédente; les tissus embryonnaires commencent à se différencier. Des divisions tangentielles de l'épiderme se montrent vers le sommet de l'axe et marquent l'origine de la coiffe; le cylindre central n'est pas distinct de la couche corticale. Gross. 380.

Fig. 116-121. *Cytisus Laburnum*. Développement embryonnaire. La marche des segmentations est beaucoup plus irrégulière que dans le cas qui précède. La partie qui se développera en embryon peut être reconnue dans la figure 118; il n'en est pas de même dans les autres; celle qui représente le suspenseur prend un accroissement très marqué et prédominant. Dans la figure 119, l'embryon proviendra du mamelon situé sur la ligne médiane.

Fig. 120. Le suspenseur forme plus des trois quarts de la masse cellulaire totale; le mamelon embryonnaire commence à se diviser activement. Gross. 300.

Fig. 121. Allongement du mamelon embryonnaire; la couche épidermique n'est pas encore entièrement isolée à sa surface. Gross. 300.

Fig. 122. Coupe longitudinale du suspenseur et de l'embryon du *Cytisus Alschingeri*, à une époque plus avancée. La couche superficielle de l'embryon se divise radialement sur les côtés et tangentiellement à la base où se forme l'épiderme. Le passage est insensible du tissu de l'embryon à celui du suspenseur. Gross. 300.

Fig. 123. Aspect du suspenseur et de l'embryon du *Cytisus Laburnum* au moment de l'apparition des proéminences cotylédonaires. Le contenu des cellules n'a pas été représenté. Gross. 150.

Fig. 124. Quelques cellules du suspenseur contenant des globules huileux de volume variable au sein du protoplasma. Gross. 280.

Fig. 125-126. *Anthyllis tetraphylla*. Développement du suspenseur et de l'embryon. Le premier se compose généralement de huit cellules qui se gonflent sans se subdiviser ultérieurement; le second offre au début de son accroissement une disposition bilatérale symétrique. Gross. 300.

PLANCHE V.

Fig. 127-134. *Ononis fruticosa*. Succession du développement embryonnaire.

Fig. 127. Proembryon formé de huit cellules, dont l'inférieure plus petite est la cellule mère de l'embryon, les sept autres formant le suspenseur. Gross. 340.

Fig. 128. Accroissement des cellules du suspenseur, dont l'inférieure est seule représentée entièrement. Gross. 340.

Fig. 129. Première division de la cellule mère de l'embryon. Gross. 340.

Fig. 130-132. Marche des segmentations embryonnaires. Gross. 340.

Fig. 133. Elle représente les dimensions comparées du suspenseur et de l'embryon. Chacune des cellules du suspenseur offre un gros noyau généralement central entouré de protoplasma. Cette substance se dispose en aréoles sur la paroi de la cellule. Gross. 340.

Fig. 134. Embryon parvenu à la forme globuleuse. Gross. 340.

Fig. 135-139. *Ononis alopecuroides*. Le suspenseur est formé d'une seule cellule, qui s'est divisée en trois cellules superposées dans la figure 139 prise au moment où les cotylédons vont atteindre la moitié de la longueur de l'axe. Ici, l'inférieure de ces trois cellules est enfoncée dans les tissus embryonnaires; elle offre même deux cloisons longitudinales. Le sommet du cylindre central est occupé par l'assise génératrice commune; l'épiderme se dédouble à peu de distance du suspenseur pour donner la coiffe. Gross. 200.

Fig. 140-141. *Ononis arragonensis*. Formation de l'albumen.

Fig. 140. Vers le haut, les noyaux ont formé leur plaque nucléaire dans le protoplasma de la paroi du sac embryonnaire, au voisinage de l'embryon; les granulations de la plaque sont grosses et distinctes. Plus bas, on voit les stades ultérieurs, qui sont d'autant plus avancés qu'on les observe à une plus grande distance du sommet du sac embryonnaire; il ne se forme pas de plaque cellulaire sur le trajet des filaments, qui disparaissent dans le protoplasma ambiant. Gross. 380.

Fig. 141. Les filaments se reforment entre les noyaux, et les lignes de séparation se montrent entre eux; plusieurs noyaux peuvent être contenus au début dans une même cellule. Gross. 380.

Fig. 142. *Ononis geminiflora*. Formation des cloisons cellulaires de l'albumen à partir du sommet du sac embryonnaire. Vers le centre de la figure, les noyaux entrent en division et forment leur plaque cellulaire. Vers le bas, le protoplasma n'est pas encore délimité autour de chacun d'eux; la plaque cellulaire n'en apparaît pas moins à l'équateur du tonneau au dernier stade de la division du noyau. Gross. 380.

Fig. 143-158. *Lupinus polyphyllus*.

Fig. 143. Nucelle offrant au sommet la cellule axile sous-épidermique, et sur les côtés l'origine du tégument unique provenant d'un soulèvement épidermique. Gross. 340.

Fig. 144. Cellule apicale dédoublée horizontalement. Gross. 340.

Fig. 145. Nouvelles divisions de la cellule apicale, accompagnées de divisions tangentielles du tissu latéral. Gross. 340.

Fig. 146. La cellule subapicale a formé une cloison vers le haut; développement du sac embryonnaire. Gross. 340.

Fig. 147. Le jeune sac embryonnaire est recouvert par une épaisse couche de protoplasma et par le tissu dérivé de la cellule apicale. Gross. 340.

Fig. 148. Destruction des cellules supérieures et latérales. Le noyau s'est divisé pendant ce temps. Gross. 340.

Fig. 149. État plus avancé présentant déjà les noyaux dans leur position défini-

tive, à l'exception des noyaux polaires qui vont se fusionner vers le centre de la cavité. Gross. 340.

Fig. 150. La fusion s'est opérée ; les synergides et l'oosphère grossissent, recouvertes encore par des couches plasmiques au sommet ; les antipodes sont proches de leur résorption. Gross. 340.

Fig. 151. Sac embryonnaire adulte représenté dans sa partie supérieure. L'épiderme du nucelle a complètement disparu, laissant une couche plasmique assez épaisse, sous laquelle sont placées les deux synergides à membrane enveloppante parfaitement visible, l'oosphère avec son noyau plus volumineux et sa membrane très mince. Du côté interne, dans la couche épaisse du protoplasma pariétal, se trouve le gros noyau secondaire du sac embryonnaire. Gross. 340.

Fig. 152. Coupe de l'ovule dans le plan principal, destinée à montrer la disposition du tégument unique et du sac embryonnaire au moment de la fécondation. Gross. 50.

Fig. 153. Partie supérieure du sac embryonnaire après la fécondation : l'œuf est allongé et encore indivis ; le noyau secondaire a déjà donné deux noyaux endospermiques. Gross. 340.

Fig. 154. Proembryon constitué au sommet du sac et composé de huit cellules, dont six plus volumineuses représentant le suspenseur et deux très petites formant l'embryon. Gross. 340.

Fig. 155. Désagrégation du suspenseur qui s'accole à la paroi convexe du sac embryonnaire. Embryon formé de trois cellules superposées. Gross. 340.

Fig. 156. Les cellules du suspenseur se disposent en une file irrégulière sur la paroi ; leur membrane limitante est invisible. Gross. 340.

Fig. 157. Sac embryonnaire ouvert suivant le plan de symétrie ; la coupe l'a partagé en deux parties inégales ; cependant cinq cellules seulement appartenant au suspenseur sont visibles entre la pointe micropylaire et l'embryon parvenu à la base de la cavité, dans la partie la plus concave. Un assez grand nombre de noyaux endospermiques sont disséminés sur la paroi du sac embryonnaire ; l'embryon a divisé ses trois cellules primitives superposées. Gross. 340.

Fig. 158. Coupe de l'ovule à une époque plus avancée montrant la position de l'embryon et la forme de la cavité. Gross. 30.

PLANCHE VI.

Fig. 159-161. *Lupinus polyphyllus*. Suite du développement :

Fig. 159. Sac embryonnaire contenant, à quelque distance du micropyle, un ballon à noyaux multiples inséré sur la paroi ; plus bas, cinq cellules assez volumineuses appartenant au suspenseur et dont une est à peine visible derrière l'embryon ; un second ballon moins volumineux s'élève à peu de distance de ce dernier. Gross. 340.

Fig. 160. Ballon plus grossi offrant 12 noyaux accolés ou très rapprochés les uns des autres, moins gros que les noyaux des cellules du suspenseur, entourés d'un protoplasma finement granuleux dépourvu de membrane périphérique. Gross. 520.

Fig. 161. Portion du sac embryonnaire prise à la partie inférieure. Les cellules du suspenseur se sont changées en une traînée protoplasmique contenant d'assez grosses granulations jaunâtres, formant des proéminences d'aspect variable et englobant les noyaux des cellules; çà et là se sont formées des vacuoles plus ou moins volumineuses; l'embryon est placé à la base de l'une de ces proéminences. Gross. 520.

Fig. 162. *Lupinus mutabilis.* Proembryon très jeune, semblable à celui de l'espèce précédente. Gross. 340.

Fig. 163. *Lupinus truncatus.* Sac embryonnaire ouvert sur le côté, présentant au sommet une partie du suspenseur adhérente à la paroi interne, et, vers le bas, un certain nombre de paires cellulaires commençant à se désagréger; l'embryon est situé sur les cellules de la partie inférieure de l'organe. Gross. 740.

Fig. 164. *Lupinus subcarnosus.* Suspenseur très allongé, formé de vingt paires de cellules à membrane plus résistante et disposées par paires, terminé à l'extrémité inférieure par un embryon quadricellulaire dirigeant sa partie antérieure du côté du micropyle. Gross. 340.

Fig. 165-176. *Lupinus polyphyllus.* Développement de l'embryon et de l'albumen :

Fig. 165-167. Marche des segmentations de l'embryon, commune à beaucoup d'espèces. Gross. 420.

Fig. 168. Coupe longitudinale axiale d'un embryon plus âgé, présentant déjà la différenciation du cylindre central dont le sommet est occupé par quelques cellules plus grandes. La coiffe n'a pas encore fait son apparition. Gross. 340.

Fig. 169. Coupe longitudinale selon le plan principal de l'ovule, pour montrer la position de l'embryon et celle de l'albumen, dans la généralité des Lupins à ovules monochlamydés. Gross. 10.

Fig. 170. État plus avancé du développement embryonnaire; l'albumen va disparaître complètement. Gross. 10.

Fig. 171. Un noyau endospermique libre sur la paroi du sac embryonnaire, ne devant pas se diviser, mais subir une résorption prochaine; son nucléole s'est partagé en plusieurs fragments. Gross. 520.

Fig. 172. Division des noyaux libres au voisinage de l'embryon. Gross. 420.

Fig. 173. Noyaux libres au voisinage de l'embryon avant l'apparition des cloisons. Gross. 420.

Fig. 174. Formation des filaments dans le protoplasma, précédant les lignes de séparation. Gross. 420.

Fig. 175. Apparition des lignes granuleuses sur le trajet des filaments unissant les noyaux les uns aux autres. Gross. 420.

Fig. 176. Cellules du tissu de l'albumen : l'une d'elles contient un tonneau volumineux dont la plaque cellulaire équatoriale va se compléter à gauche, par l'apport d'un petit amas protoplasmique granuleux. Les stades du phénomène peuvent être assez variables. Gross. 420.

Fig. 177-182. *Lupinus pilosus.*

Fig. 177. Coupe de l'ovule après la constitution complète de l'appareil femelle. Il existe deux téguments ovulaires. Gross. 50.

Fig. 178. Sac embryonnaire quelque temps avant la fécondation. Gross. 200.

Fig. 179. Coupe de l'ovule au moment de la fécondation. Gross. 50.

Fig. 180. Sac embryonnaire de forme irrégulière : le tégument interne est partiellement détruit ; le proembryon comprend environ dix-huit paires de cellules formant le suspenseur, en partie désagrégées vers le sommet où elles s'accolent à la paroi du sac embryonnaire ; ces cellules sont un peu plus grosses que les noyaux libres de l'albumen. L'embryon est représenté par les deux cellules inférieures. Gross. 340.

Fig. 181. Partie supérieure du sac embryonnaire, offrant l'embryon surmonté d'un suspenseur formé de plus de trente paires de cellules accolées et très élargies, dont quelques-unes se sont isolées à la partie supérieure. Le protoplasma s'est disposé en bandes minces englobant les noyaux libres de l'albumen et limitant de nombreuses vacuoles, à partir du sommet jusqu'au-dessous de l'embryon. Gross. 100.

Fig. 182. Coupe de l'ovule destinée à montrer la position de l'embryon surmonté de son suspenseur et celle de l'albumen. Gross. 5.

Fig. 183-185. *Lupinus hirsutus.*

Fig. 183. Embryon pourvu d'un suspenseur à grandes cellules. Gross. 200.

Fig. 184-185. Marche des segmentations de l'embryon. Gross. 340.

PLANCHE VII.

Fig. 186-191. *Lupinus luteus.*

Fig. 186. Suspenseur et embryon accolés à la paroi externe du sac embryonnaire. La plupart des cellules du suspenseur possèdent deux noyaux. Gross. 200.

Fig. 187. Ovule montrant la disposition de son contenu. Gross. 8.

Fig. 188. Coupe longitudinale axiale d'un embryon présentant déjà l'origine de coiffe et la différenciation du cylindre central dont les cellules s'appuient contre les initiales communes.

Fig. 189. Ovule dont la cavité est à moitié remplie par l'embryon et l'albumen. Gross. 5.

Fig. 190. Division des cellules de l'albumen, remarquable par la largeur des deux moitiés de la plaque nucléaire dédoublée. Gross. 420.

Fig. 191. Deux cellules de l'albumen plus grandes, dans lesquelles les noyaux sont en division. Gross. 420.

Fig. 192-194. *Medicago arborea.* Développement du sac embryonnaire :

Fig. 193. La cellule apicale s'est dédoublée dans le sens horizontal ; la cellule subapicale reste indivise. Gross. 340.

Fig. 8. Évolution de la cellule subapicale, devenant ici directement cellule mère ; le noyau se divise au centre. Gross. 340.

Fig. 194. Sac embryonnaire avec son contenu, recouvert par l'épiderme du nucelle. Gross. 340.

Fig. 195-200. *Medicago falcata.* Développement de l'embryon :

Fig. 195. Proembryon terminé par la cellule mère de l'embryon encore indivise. Gross. 340.

Fig. 196. Suspenseur divisant ses cellules inférieures et allongeant ses cellules supérieures. La cellule mère de l'embryon se partage régulièrement. Gross. 340.

Fig. 197. Apparition de cloisons tangentielles dans l'embryon. Gross. 340.

Fig. 198-199. L'épiderme s'accroît par divisions radiales; les tissus internes ne sont pas encore différenciés. Gross. 340.

Fig. 200. Ovule montrant la forme de la cavité dans laquelle l'embryon va s'allonger. Gross. 50.

Fig. 201-203. *Trifolium resupinatum.* Suspenseur et embryon aux états successifs du développement. Gross. 340.

Fig. 204-206. *Tetragonolobus purpureus.* Accroissement des deux parties constitutives du proembryon. Gross. 340.

Fig. 207-213. *Galega orientalis.*

Fig. 207. Proembryon très jeune, formé de quatre cellules superposées. Gross. 420.

Fig. 208. Proembryon plus âgé, dont la cellule mère embryonnaire n'offre pas encore de caractères distinctifs. Gross. 420.

Fig. 209. L'embryon tire son origine des deux cellules terminales; le suspenseur divise plusieurs de ses cellules. Gross. 420.

Fig. 210. Les segments primitifs de l'embryon sont encore visibles: le suspenseur grossit en même temps et forme de nouvelles cellules. Gross. 420.

Fig. 211. Le segment antérieur divise plus activement ses cellules, pour donner l'axe et les cotylédons. Gross. 420.

Fig. 212. L'embryon prend la forme globuleuse avant l'apparition des cotylédons; la limite est peu distincte entre le suspenseur et les tissus embryonnaires. Gross. 420.

Fig. 213. Différenciation du cylindre central revêtu par le péricambium qui se continue jusqu'aux initiales communes, de la couche corticale composée de quatre ou cinq assises, de la coiffe au voisinage du suspenseur. Gross. 200.

PLANCHE VIII.

Fig. 214. *Hedysarum coronarium.* Suspenseur pluricellulaire allongé surmontant un embryon encore peu développé et dont la marche des segmentations est différente. Gross. 340.

Fig. 215-218. *Onobrychis petrea.* Cloisonnements successifs de l'œuf donnant un corps ovoïde ou arrondi dans lequel le suspenseur fait défaut. Gross. 340.

Fig. 219-220. *Arachis hypogœa.* Le suspenseur et l'embryon prennent dès l'origine un développement simultané; le premier se compose de cellules remplies de granulations plasmiques, avec des grains d'amidon. Gross. 340.

Fig. 221-235. *Phaseolus multiflorus.*

Fig. 221. Nucelle offrant la cellule apicale aplatie et la cellule subapicale très allongée. Gross. 340.

Fig. 222. La cellule apicale se cloisonne dans le sens longitudinal, la subapicale dans le sens transversal vers le haut. Gross. 340.

Fig. 223. La cellule apicale a donné deux cellules superposées dont la supérieure s'est divisée par une cloison longitudinale. Trois cellules ont pris naissance dans la cellule subapicale; l'inférieure beaucoup plus longue est la cellule mère, séparée de sa voisine par une cloison très épaissie et réfringente. Gross. 340.

Fig. 224. La cellule mère a divisé son noyau; la cloison qui la surmonte se courbe vers le haut. La cellule adjacente superposée offre deux noyaux. Gross. 340.

Fig. 225. Divisions ultérieures des noyaux et refoulement des cellules au sommet; une cloison longitudinale s'était formée dans l'avant-dernière cellule de la série axile. Gross. 340.

Fig. 226. Les noyaux du sac embryonnaire prennent leur position respective; ils ont augmenté de volume; la fusion des noyaux polaires va se faire. Gross. 340.

Fig. 227. Sac embryonnaire adulte offrant au sommet l'appareil femelle, dans lequel l'oosphère à peine distincte des synergides est représentée par la cellule de droite, qui descend un peu plus bas que ses voisines. Le noyau secondaire est placé vers le haut sur la ligne médiane; les antipodes sont superposées au fond du sac et séparées par deux cloisons épaisses; la plus élevée de ces cellules n'est pas recouverte par une cloison du côté du sac embryonnaire. Gross. 340.

Fig. 228. Premier cloisonnement transversal de l'œuf après la fécondation. Gross. 340.

Fig. 229. Nouvelle cloison transversale formée dans la cellule supérieure. Gross. 340.

Fig. 230. Apparition de cloisons longitudinales dans les deux cellules du haut représentant le suspenseur; la cellule du bas, ou cellule mère de l'embryon, se divise dans le même sens. Gross. 340.

Fig. 231. État un peu plus avancé. Gross. 340.

Fig. 232-233. Coupe longitudinale du suspenseur et de l'embryon très distincts à ce moment, surtout dans la deuxième figure. Gross. 340.

Fig. 234. Coupe longitudinale offrant au sommet les cellules gonflées du suspenseur faisant saillie entre les bords du tégument interne, vers la base la grande confusion des tissus de cet organe et de l'embryon. Gross. 340.

Fig. 235. Partie d'une coupe longitudinale destinée à montrer la largeur du cylindre central, l'origine de la coiffe à côté des cellules superficielles du suspenseur, l'impossibilité d'établir la limite entre cet organe et l'embryon. Gross. 340.

Fig. 236-238. *Erythrina cristagalli.* Structure analogue à celle qui précède; le suspenseur ne prend pas d'aussi grandes proportions. Gross. 340.

Fig. 239-240. *Soja hispida.* Division des cellules de l'albumen.

Fig. 239. Cellules prises sur la paroi, peu de temps après la formation des lignes de séparation dans le protoplasma : les noyaux forment leur plaque, le protoplasma de la cellule s'accumule aux deux pôles du fuseau. Gross. 580.

Fig. 240. Cellules prises également sur la paroi peu de temps après la formation des premières cloisons : le noyau se divise au centre de la cellule; les filaments connectifs sont les uns très fins, les autres plus épais; la plaque s'épaissit d'abord du côté où elle s'est mise en contact avec la paroi; quelques cellules offrent deux noyaux. Gross. 580.

Fig. 241. Une cellule de l'albumen vers le centre du sac embryonnaire; le tonneau a traversé toute la cavité, grâce à la formation de nombreux filaments; la plaque cellulaire est complète. Gross. 520.

DE L'INFLUENCE DU MILIEU

SUR LA

STRUCTURE ANATOMIQUE DES VÉGÉTAUX

Par M. J. VESQUE et M. Ch. VIET

La forme extérieure et la structure anatomique des végétaux dépendent de deux facteurs : 1° l'hérédité qui transmet aux descendants les formes et les habitudes des parents, et qui, établissant un lien visible entre les plantes voisines, permet de les grouper en familles, genres et espèces; 2° l'adaptation des organes aux conditions dans lesquelles la plante est obligée de vivre, qui peut agir en sens contraire de la première cause et enlève naturellement à ces caractères « adaptables » toute valeur taxinomique.

Il est donc important de rechercher quels sont les organes qui changent de structure en présence d'agents extérieurs, et quels sont ceux qui restent invariables.

Il est en outre bien évident que, même au point de vue de la culture, cette question est une des plus importantes de la physiologie végétale, car la qualité des végétaux, surtout en culture maraîchère, dépend en première ligne de leur structure anatomique.

Nous avons entrepris, au commencement de l'année 1880, une série d'expériences, les unes de laboratoire, les autres de culture en pleine terre, qui devaient nous renseigner sur quelques-unes des questions d'adaptation. On conçoit qu'une seule année d'études n'ait pas épuisé un sujet aussi complexe. Ce n'est qu'à la suite d'une petite note de M. Stahl (1) que nous avons résolu de publier une partie de ces expériences, qui ont quelques points de commun avec les recherches de ce physiologiste.

(1) *Bot. Zeit.*, 1880.

I. — *Influence de l'humidité de l'air.*

M. Sorauer (1) a montré que les feuilles de monocotylées, élevées à l'air libre, sont plus étroites et plus longues que celles qui ont végété à l'air sec.

M. Mer (2), comparant entre elles les plantes qui vivent à l'air, au bord de l'eau ou complètement immergées dans le liquide, arrive à cette conclusion, que l'humidité du milieu produit sur la forme des plantes le même effet que l'étiolement.

Expériences de laboratoire. — Les plantes ont été élevées sous des cloches renversées dans des cristallisoirs dont le fond était occupé par une forte couche de glycérine épaisse dans un cas, d'eau dans l'autre. Le pot qui renfermait les plantes reposait sur un autre vase retourné, qui lui servait de pied. L'air était amené sous la cloche par des tubes de verre dont l'extrémité opposée était en communication avec un flacon à deux tubulures, contenant soit de l'acide sulfurique, soit de l'eau. L'air était aspiré à l'aide d'une trompe par les douilles des cloches; avant d'arriver dans celles-ci, il barbotait dans le liquide contenu dans les flacons à deux tubulures, où, suivant le cas, il se desséchait ou se chargeait de vapeur d'eau. Le tube par lequel l'air devait entrer dans le flacon à acide sulfurique était recourbé en crosse à sa partie supérieure et bouché par un petit tampon de coton destiné à retenir les poussières qui, au contact de l'acide sulfurique, auraient pu déterminer un léger dégagement d'acide sulfureux, dont l'action délétère est bien connue. C'est pour la même raison que, dans l'un des cristallisoirs, l'acide sulfurique a été remplacé par la glycérine.

Dans d'autres séries d'expériences, les cloches rodées étaient mastiquées simplement sur des glaces et tous les tubes passaient par la douille.

Expérience. — Des pois trempés dans l'eau pendant une

(1) *Bot. Zeit.*, 1878, p. 1.
(2) *Bulletin Soc. bot. de France*, t. XXVII, 1880.

nuit ont été semés dans deux pots. Quand ils étaient levés, on n'en a laissé que trois par pot.

Les pieds placés à l'air humide ont d'abord visiblement dépassé les autres, mais deux d'entre eux se sont bientôt arrêtés et ont été dépassés à leur tour par les plantes élevées à l'air sec, le troisième s'est allongé démesurément en prenant l'aspect d'une plante étiolée, à la couleur près.

Voici les dimensions, en millimètres, des plantes retirées de leurs pots après vingt-trois jours de végétat ion :

NUMÉROS	LONGUEUR totale.	LONGUEUR de la tige.	LONGUEUR de la racine.	NOMBRE des feuilles développées.	LONGUEUR des folioles.	LARGEUR des folioles.	POIDS FRAIS.	NOMBRE des entre-nœuds.	LONGUEUR des ENTRE-NŒUDS SUCCESSIFS de bas en haut.
					Air humide.				
1	310	207	183	4	10	8	2,05	6	13, 14, 35, 53, 72, 20,
2	235	104	131	3	9	6	2,00	5	16, 5, 33, 35, 15,
3	210	87	123	1	7	6	0,87	4	23, 8, 32, 24.
					Air sec.				
4	250	154	96	5	13	8	2,95	6	16, 7, 21, 34, 41, 35,
5	270	181	89	4	13	12	2,12	6	15, 13, 27, 40, 56, 30,
6	220	129	91	4	10	8	1,22	6	12, 13, 22, 25, 42, 15.

La terre dans laquelle les racines se sont développées était peut-être inégalement humide; nous nous sommes pourtant efforcés d'obtenir le même degré d'humidité par des arrosages attentifs du pot placé à l'air sec.

Les plantes élevées à l'air humide ont les racines plus longues et moins fournies que les autres.

A l'air sec les plantes offrent une coloration vert foncé, tandis qu'elles sont beaucoup plus pâles à l'humidité ; dans les pre-

mière, les tiges sont opaques et vertes, pâles et diaphanes dans les secondes; les feuilles de ces dernières sont tellement translucides, qu'on peut lire à travers, en les appliquant sur le papier comme si elles étaient injectées d'eau.

Dans l'air humide, les plantes sont grêles, longues; les feuilles sont pourvues de longs pétioles et présentent de petits limbes comme des plantes étiolées. En ne considérant dans les deux séries que les deux meilleurs exemplaires, ce qui est parfaitement légitime, on voit que les entre-nœuds, en nombre égal dans les deux plantes, sont plus longs à l'air humide qu'à l'air sec.

Sur aucune des plantes élevées à l'air humide, les folioles ne s'étaient bien dépliées, tandis qu'elles l'étaient généralement à l'air sec. A l'humidité, le limbe des folioles, moins développé, est en général elliptique, à peine émarginé et mucronulé, tandis qu'il est oboval et fortement échancré à l'air sec. La différence de forme est très considérable quand on ne considère que les exemples extrêmes.

Les différences purement anatomiques sont bien plus importantes encore que les variations morphologiques.

Nous avons examiné : 1° l'épiderme inférieur des feuilles ; 2° la structure interne du limbe ; 3° celle de la tige.

Les parois des cellules épidermiques sont sensiblement plus ondulées à l'air sec qu'à l'air humide, fait probablement général, et connu depuis longtemps; le nombre et la forme des stomates n'ont pas varié, contrairement à ce que l'on savait par les travaux de nos devanciers.

Dans les endroits privés de faisceaux, le limbe de la feuille est beaucoup plus mince à l'humidité qu'à l'air sec. L'étude anatomique a porté sur la quatrième feuille de chaque plante. A l'humidité, le mésophylle consiste en cinq assises à peu près semblables sans la moindre apparence de palissades; au contraire, l'assise supérieure est un peu moins haute que les autres. A l'air sec, on a trouvé six assises de cellules, en moyenne plus grandes que dans le premier cas, et dont la supérieure, plus haute que les autres, représente les palissades, à

la vérité à peine une fois et demie plus hautes que larges. De plus, à la face inférieure, le parenchyme est beaucoup plus spongieux que dans le premier échantillon. La différence entre la face supérieure et la face inférieure tend, en un mot, à s'exagérer à l'air sec, tandis que toutes les différences s'effacent à l'air humide.

La structure de la tige a été étudiée au milieu du quatrième entre-nœud.

Les faisceaux prennent, à l'air sec, un développement beaucoup plus grand qu'à l'air humide.

Voici quelques mesures prises sur deux faisceaux homologues dans les pois élevés à l'air sec et à l'air humide :

	Air sec.	Air humide.
	m.m.	m.m.
Diamètre du faisceau dans le sens radial. . . .	0,34	0,16
Diamètre transversal au niveau du cambium. .	0,26	0,13
Nombre des vaisseaux..	20,00	16,00
Diamètre moyen des vaisseaux.	0,028	0,019
Nombre des fibres libériennes épaissies	11	0

En résumé, on peut donc dire que les parties dures, mécaniques, ne se développent bien qu'à l'air sec ; l'absence de fibres mécaniques épaissies dans la partie libérienne est surtout très remarquable.

Ce sont bien là les caractères attribués à la plante étiolée, par M. Rauwenhoff (1).

Quant au parenchyme cortical, il est plus développé et surtout moins homogène dans l'air sec. A l'air humide, l'assise sous-épidermique seule est composée de cellules plus petites que les autres, tandis que dans l'autre il y a au moins quatre assises qui se distinguent par la petitesse des cellules des parties plus profondes.

Les mêmes résultats ont été obtenus avec le chanvre, le blé de Hunter et le ricin.

Il est donc bien vrai que l'air humide produit sur le développement des plantes le même effet que l'obscurité. En ce

(1) Rauwenhoff. *Ann. sc. nat.*, 6e série, V, p. 267.

sens, ces expériences sont de nature à contribuer à la solution du problème si obscur encore, malgré de bons travaux, de l'étiolement.

En effet, en mettant des plantes à l'obscurité, on les enferme le plus souvent dans une enceinte limitée qui est bien vite saturée de vapeur d'eau, et même quand cela ne serait pas, l'absence du rayonnement calorifique et lumineux, le défaut de la matière verte destinée à absorber ces rayons, diminuent notablement l'activité de la transpiration.

Pour bien faire apprécier l'importance de cette relation entre l'obscurité et l'humidité, nous avons disposé l'expérience suivante :

Quatre pots, renfermant chacun cinq pois levés, ont été placés dans une serre sous quatre cloches à douille :

1° Dans l'air humide à la lumière;

2° Dans l'air humide à l'obscurité (cloche noircie);

3° Dans l'air sec à la lumière;

4° Dans l'air sec à l'obscurité.

L'expérience a duré douze jours. Au bout de ce temps, l'état des plantes était le suivant :

1° *Air humide à la lumière.* — Trois plantes ont pris un assez grand développement; elles ont en moyenne 9 centimètres de haut, et présentent tous les caractères de l'étiolement sauf la couleur.

2° *Air humide à l'obscurité.* — Les quatre plantes ont prospéré, mais l'une d'elles a acquis un développement extraordinaire, elle a 19 centimètres de long; deux autres ont en moyenne 10 centimètres, la quatrième est plus petite.

3° *Air sec à la lumière.* — Une plante robuste, mais petite, très verte, longueur : 4 centimètres.

4° *Air sec à l'obscurité.* — Deux plantes étiolées respectivement de 10 centimètres et de 7 centimètres de long.

En tenant compte de tous les caractères extérieurs de ces plantes, on a pu reconnaître qu'à l'obscurité, mais à l'air sec, les plantes sont, quant à la forme, moins étiolées que celles qui ont végété au jour et à l'air humide.

Si on les range par degré d'étiolement (de forme), on obtient, en commençant par la plus étiolée, la série suivante :

1° Obscurité, air humide ;

2° Lumière, air humide ;

3° Obscurité, air sec ;

4° Lumière, air sec.

Serait-il téméraire d'attribuer, d'après tout ceci, la forme des plantes étiolées en première ligne au défaut de la transpiration ?

Peut-être même l'avortement des parties résistantes est-il en rapport avec le défaut des matières salines dont l'arrivée diminue avec la transpiration. Cependant il faut rappeler que la résistance de la fibre végétale semble être indépendante de la quantité de cendres qu'elle renferme, ainsi que l'ont montré M. Bobierre et plus récemment M. Schribaux, dans un travail encore inédit.

II. — *Expériences de culture.*

Il est évidemment bien difficile de réaliser de pareilles expériences à l'air libre. Nous nous sommes arrêtés à un procédé qui n'exclut malheureusement pas l'effet de la lumière, d'autant plus fâcheux qu'il agit dans le même sens que l'état hygrométrique de l'air.

Cependant, étant donnés les résultats de l'expérience de laboratoire, ces essais ont une valeur d'autant plus grande qu'ils montrent combien ces questions intéressent la pratique de la culture en général et de la culture maraîchère en particulier.

Des épinards et des panais ont été cultivés dans des parcelles ou planches de 2 mètres de large sur 8 mètres de long.

Les épinards occupaient trois de ces planches ; dans la première ils étaient semés à la volée, dans la seconde en lignes et dans la troisième par pieds isolés. L'air et la lumière circulaient donc plus ou moins librement autour des plantes selon qu'elles étaient plus ou moins serrées.

Epinards. — *a.* Semés à la volée, serrés.

Le limbe de la feuille était composé en moyenne de six assises de cellules. L'assise supérieure seule était formée par des cellules ellipsoïdes allongées verticalement, environ une fois et demie plus longues que larges, les deux suivantes ne renfermant que des cellules isodiamétriques, tandis que les trois inférieures présentaient des cellules un peu étalées horizontalement.

Épaisseur moyenne du limbe, prise entre les nervures : $0^{mm},35$.

b. Semés en lignes. En tout sept assises. Les trois supérieures présentent fort nettement le caractère des palissades ; les cellules sont au moins deux fois plus longues que larges ; les trois assises inférieures sont étalées horizontalement ; l'assise moyenne est composée de cellules isodiamétriques. Épaisseur de la feuille : $0^{mm},4$.

c. Pieds isolés. En tout de sept à huit assises, les trois supérieures en palissades. Épaisseur très variable, d'environ $0^{mm},45$.

Panais. — Toutes ces plantes étaient primitivement semées en lignes distantes de 50 centimètres. Dans le premier carré on a repiqué des plants entre ceux qui existaient déjà ; ces plants n'ont pas convenablement végété et, au bout de deux mois, ils étaient tous morts. Néanmoins ils ont dû exercer une influence sur le développement des autres, en entretenant l'humidité de l'air et en empêchant la lumière de frapper directement une partie des feuilles.

Nous avons chaque fois soumis à l'examen microscopique la

(1) On sait que dans les endroits secs les plantes glabres se couvrent fréquemment de poils (*Polygonum Persicaria*, *Ranunculus bulbosus*) et celles qui en sont naturellement pourvues en développent un plus grand nombre. Voyez à ce sujet : Sorauer, *Pflanzenkrankheiten*, Art. PILOSIS. — Cette modification peut aller jusqu'à changer complètement l'aspect ordinaire de la plante qui est ainsi affectée de pilosisme déformant dont M. Hœckel a récemment signalé un bel exemple. M. Kraus (Triesdorf) cite, comme un exemple facile à étudier, les fanes étiolées des pommes de terre développées en cave, qui sont presque glabres à l'air humide et velues à l'air plus ou moins sec.

Cet observateur pense que le pilosisme est causé par le ralentissement de l'allongement de la tige à l'air sec.

troisième feuille (en commençant par le bas) d'un pied moyen. C'est la troisième feuille qui présente, dans le plus grand nombre des cas, le plus fort développement.

a. Plants en cinq lignes distantes de 25 centimètres.

Poids de la feuille fraîche, 10 grammes.

Longueur totale, 33 centimètres.

Largeur maxima, 16 centimètres.

Cinq assises de cellules, dont la supérieure s'est développée en palissades de deux à deux fois et demie plus longues que larges, n'occupant pas la moitié de l'épaisseur du mésophylle. Épaisseur moyenne du limbe : $0^{mm},25$.

Poils de la face inférieure coniques, ne dépassant guère $0^{mm},20$ de longueur.

b. Plants en trois lignes distantes de 50 centimètres, très serrés dans l'autre sens.

Poids de la feuille fraîche, 14 grammes.

Longueur totale, 43 centimètres.

Largeur maxima, 19 centimètres.

Mésophylle composé de quatre à cinq assises dont la supérieure présente la forme de palissades, à cellules au moins trois fois plus longues que larges occupant plus de la moitié de l'épaisseur totale du mésophylle.

Épaisseur moyenne du limbe : $0^{mm},25$.

Poils de la face inférieure cylindro-coniques dépassant $0^{mm},5$ de longueur.

c. Plants isolés dans tous les sens.

Poids de la feuille fraîche, 38 grammes.

Longueur totale, 46 centimètres.

Largeur *maxima*, 24 centimètres.

Mésophylle composé de cinq assises dont la supérieure est formée de palissades quatre fois plus longues que larges et occupe plus de la moitié de l'épaisseur totale du mésophylle.

Épaisseur moyenne du limbe : $0^{mm},31$.

Il est donc bien évident que, par l'action combinée de la lumière et de l'air plus ou moins sec (de la ventilation), deux

agents qui accélèrent au plus haut point la transpiration, on obtient les trois résultats suivants :

1° Augmentation de l'épaisseur totale de la feuille ;

2° Développement plus fort du parenchyme en palissades, soit par l'augmentation du nombre des assises qui affectent cette forme de tissu, soit par l'allongement de chacune des palissades qui composent une assise unique.

3° Développement exagéré des poils, en nombre et en longueur.

Il serait difficile de dire à laquelle des deux causes il convient d'attribuer chacun de ces effets. Selon nous, ils dépendent également des deux, car nous avons vu que le pois, végétant dans l'air sec, forme des palissades, tandis que celui qui, exposé au même éclairage que le premier, s'accroît dans l'air humide, ne parvient pas à en produire. Pourrait-on soutenir que, dans la formation des palissades, la lumière agit par l'intermédiaire de la transpiration? De nouvelles expériences seules le diront. Pour celui qui comprend toute la portée de la dernière note de M. Stahl, ce serait là, certes, un singulier enchaînement entre la cause et l'effet.

CATALOGUE

DES PLANTES PHANÉROGAMES ET CRYPTOGAMES VASCULAIRES

DE LA GUYANE FRANÇAISE

Par M. le Dr P. SAGOT,
Ancien chirurgien de marine, etc.

(Suite)

MALPIGHIACEÆ.

Malpighiaceæ guyanenses satis bene cognitæ sunt. Abunde florent et facile leguntur. Accuratissima A. de Jussieu monographia in lucem familiam protulit. Genera optime definita fuerunt, et specimina authentice determinata in Herbario Mus. Paris. numerosissima inveniuntur.

Forma numerusque alarum in fructu ad constituenda genera præcipuam opem attulerunt, nec aliter fieri poterat. Alæ tamen in morphologiâ plantarum aliquando variant, et non raro in fructu alâ prædito observatæ fuerunt simul forma bene alata et forma altera fertilior alâ brevi prædita. Præterea in fructu occurrere possunt tria carpella accreta aut abortu duo aut unum. In Malpighiaceis nonnullis forma fertilior brachyptera carpellis tribus accretis munita, non tantum pro specie propriâ sed pro genere admissa fuit. *Jubelina riparia* exemplum præbet. Cavendum igitur ne heteromorphia pro typo constanti habeatur. Ad speciem constituendam absentia glandularum calycis non mihi satis valere videtur.

Byrsonima verbascifolia DC. Aubl. t. 184. Frequens in savannis. Nonnullis locis deest.

B. eriopoda DC. Rarissima, male nota. Specimen unicum in Herb. Mus. Par. verisimiliter a cl. Martin lectum. Arbor aut frutex elatior videtur. Rami crassi, tomento denso rufescente vestiti. Folia magna, obovato-cuneiformia, brevissime

petiolata, subtus tomentosa, crassa. Stipulæ breves caducæ, formâ non constanti. Racemus floralis tomentoso-rufescens, multiflorus. Flores lutei, pedicellati, pedicello tomentoso.

B. crassifolia Kth. *Malpighia crassifolia* Aubl. t. 182 et 183. Circa Cayennam abundantissima. Specimina in herbariis variant foliis latioribus et angustioribus, puberulentiâ rufidâ aut ætate decoloratâ. Varietates sunt, *B. lanceolata* Poiret et *B. moureila* Aubl. sub *Malpighia.*

B. cinerea DC. Male nota, semel collecta; *B. crassifoliæ* proxima. Specimen authenticum in Herbario Prodromi, a me examinatum, differt a *B. crassifolia*, aspectu graciliori, puberulentiâ griseâ, foliis angustis, lanceolatis, subsessilibus, racemo florali gracili.

(Grisebach admet cette espèce à la Jamaïque et à Cuba. Il décrit les feuilles comme longuement pétiolées. Je n'ai pas vu d'échantillons des Antilles.)

B. spicata DC. Abundantissima in littore.

B. ærugo Sagot. *B. ferruginea* Kth *var.* in Herb. Mus. Par.

Arbor mediocris. Folia magna, ovali-oblonga, coriacea, superne glabra, subtus rufo-ferruginea, puberula, pilis brevissimis, non sine lentis ope conspicuis, breviter petiolata. Racemus floralis insignis bracteis lanceolato-acuminatis, conspicuâ longitudine, in racemo juniori apice comosis, serius recurvis. Flores lutei, numerosi, pedicellati, pedicello rufo sericeo. Stamina glabra. Ovarium primo aspectu glabrum, microspii ope pilos brevissimos præbens.

Folia 14 cent. longa, 6 1/2 lata; bracteæ lineares 1/2 cent. In sylvis passim. Karouany, Maroni. Sagot coll. n° 102, Mélinon, Schomburg n° 33, n° 811 Herb. Mus. Par.

B. ferruginea Kunth, e specimine authentico Herb. Mus. Par., differt aspectu multo graciliori, foliis subtus molliter tomentosis.

Plantam in Karouany abunde crescentem olim pro *B. Hostmanni* Bth. habueram, cujus specimen non vidi. Sed e descriptione diversa videtur. Confer Walpers ann. 2.

B. densa DC. *Malpighia densa* Poir. Arbor maxima. Folia utrinque glabra, membranacea, mediocri magnitudine, ovalia. Flores pulchre roseo-purpurei, in racemis subbrevibus conferti. Bracteæ parvulæ. Rami valde ramosi. In sylvis passim, subrara; ob altitudinem non sæpe lecta. Coll. Sagot nº 958. Martin; Leprieur.

(*B. concinna* Benth. Speciem affinem constituit, humiliorem, bracteis rotundis parvis, caducis, insignem.)

B. altissima Kth *Malpighia altissima* Aubl. t. 181.

Arbor alta ab Aublet solo lecta. E tabulâ videtur *B. densæ* affinis, sed folia subtus tomentosa, flores albi, et pili malpighiacei adpressi, caduci, in paginâ superiori foliorum nonnulli. In Sinamary superiore Aublet legit.

A. de Jussieu, qui specimen authenticum in Herb. Londinensi vidit, similem *B. crassifoliæ* aspectum præbere dicit.

B. coleostachya Griseb. *B. rugosá* Bth. Walp. ann. 2. Arbor mediocris, facile agnoscenda ramulis crassis pilosis, stipulis longioribus, foliis magnis coriaceo-subbullosis, inferne tomentosis, ovali-oblongis, petiolo crasso, bracteis floralibus lanceolato-linearibus conspicuâ longitudine, in racemo juniori comosis. Flores lutei. In sylvis passim; Karouany, Maroni. Sagot coll. 1029. Affinis est *B. nervosæ* DC. et *B. stipulaceæ* A. Juss.

B. lævigata DC; A. Juss. *B. fastigiata* Martius.

In Guyanâ gallicâ a Leblond lecta. In Herb. Mus. Par. Specimen unicum incompletum. Sp. insignis foliis glabris obovato-obtusis, basi attenuatis apice dilatatis, petiolatis.

B. gymnocalycina A. Juss. Descripta e specimine guyanensi fructifero. Specimen non vidi. E descriptione videtur agnos-

cenda calyce glandulis destituto, foliis oblongo-lanceolatis, longe petiolatis, subtus parce puberulis.

Spachea elegans A. Juss.; Deless. Icon. III, p. 31. *Byrsonima elegans* Meyer. In littore ad ostia Maroni.

Coleostachys genipæfolia A. Juss.

Species pulcherrima a solo Martin collecta.

Folia maxima, pedalia, oblongo-subcuneiformia, glabra, vix subsessilia. Ramuli villosi. Racemi florales erecti, foliis breviores, flores parce numerosos subsessiles ferentes, racemo basi stipulis duabus connatis stipato. Calix eglandulosus, ut in familiâ, magnus.

Bunchosia nitida var. *guianensis* DC. *B. Lindeniana* A. Juss.

In littore, circa Mana. Sagot coll. n° 104.

Frutex gracilis. Flores lutei. Fructus carnosus parvulus, luteus.

Malpighia punicifolia L.

Culta ob fructum edulem, vulgo *cerise ronde* dictum.

Folia adulta glabra; folia novella nonnullos pilos horizontales cito caducos ferunt.

Lophopterys splendens A. Juss. tab. Walp. rep. 5.

Species male nota, semel lecta. Specimen authenticum vidi in Herb. Juss. a Delessert datum. Rami virgati potius, me judice, fruticis sarmentosi quam arboris.

Folia ovata aut ovato-oblonga, magna, crassa, petiolata, superne lucida, subtus reticulata, brevissime et parce sericea, leviter nitida. Flores racemosi. Fructus coriaceus, formatus carpellis tribus, quorum 1 aut 2 sæpius abortiva manent. Carpellum ovato-subrotundum alâ brevi dorsali instructum. Carvitas seminifera magna. Locus natalis et nomen collectoris ignorantur. Specimina fructifera, cum paucis, credo equidem, alabastris persistentibus. Flores verisimiliter in axi remotiusculi. Me rogante cl. Muller specimina authentica in Herbario

Delessert, nunc in urbe Geneve servato, examinavit. Ipse ulterius vidi specimen in Herb. Jussieu in Mus. Par.

Brachypterys borealis A. Juss. Abundantissima, præsertim in littore maris ubi robustior crescit aquâ salsâ contigua.

Stigmaphyllon sinuatum A. Juss. *S. palmatum* A. Juss. *Banisteria angulosa* Aubl. In littore Cayenne. Folia variant angulosa aut palmatiloba etiam in eodem ramo. Folia subtus molliter aut parce tomentosa.

S. convolvulifolium A. Juss. In littore.

S. fulgens A. Juss. *Banisteria splendens* DC. Prodr. Abundantissima. Flores ferrugineo-lutei, folia subtus argenteo-nitentia. *S. purpureum* e specim. Schomburg Herb. Mus. Par. non differt.

S. Richardianum A. Juss. Semel lectum a cl. Richard. Male notum. Vidi folium unicum et alabastrum in Herb. Juss. Proximum *S. fulgenti*, sed folium subtus opacum parce pilosum. Petiolus brevior, folium magis membranaceum.

S. puberum A. Juss. *Banisteria sinemariensis* Aubl. tab. 185 excluso fructu. Crescit passim ad ripas.

Banisteria lucida A. Juss. Frutex sarmentosus alte scandens in sylvis ramulis virgatis rectis, subraro florens, floribus tum innumeris mox marcidis ornatus. Satis frequens. Agnoscitur in Herbariis foliis lucidis, siccitate nigrescentibus, ovato-lanceolatis, alabastris extus adpresse pilosis, floribus numerosissimis, alâ fructûs magnâ, basi seminiferâ tumidâ cristulato-reticulatâ, dentem foliosum appendicularem ferenti. Videtur variare et timeo ne varias formas immerito pro speciebus A. Jussieu et alii habuerint. E. specimine Herb. Mus. Par. non specifice differt *B. divaricata* A. Juss. E. tabulâ *B. polita* Miquel non satis distincta.

B. Martiniana A. Juss. Specimen incompletum in Herb.

Mus. Par. vidi, floribus jam defloratis, fructu nondum accreto. Bene distincta foliis ovalibus, longiuscule petiolatis, petiolo apice biglanduloso. Calix eglandulosus. Martin legit Herb. Mus. Par.

B. leptocarpa Benth. Walp. ann. 2.

Specimen authenticum non vidi, sed descriptioni bene convenit planta a cl. Mélinon in Maroni collecta. Species distinctissima inter *Banisteriam* et *Stigmaphyllon* intermedia. Frutex sarmentosus, ramis lignosis, alte scandens, foliis ovatis apice acuminatis, margine glanduligeris, breve petiolatis, adultis præter nervos utrinque glabris, subcoriaceis, junioribus infra puberulis. Inflorescentia terminalis paniculato-divaricata, *Stigmaphylli*, ramulis ferrugineo-puberulis. Flores pedicellati; glandulæ calycis variabiles, aliquando nullæ; petala fimbriato-denticulata. Ovarium pilosum (flores in speciminibus melinonianis jam deflorati).

Samara parva, gracilis, basi angustata, junior setas Malpighiaceas adpressas, caducas, ferens, adulta majori parte glabra. Basis seminifera lævis,parvula, cristulis et dente destituta (an forma incomplete fertilis?). Ala oblonga gracilis. Folia 8 cent. longa, 4 lata, petiolo 1/2 cent. Samara 3 cent. longa, 7 millim. lata. Mélinon, Maroni. Guyane française ex Bentham.

Heteropterys platyptera A. Juss. In sylvis, haud infrequens. Ad ripas legitur.

Het. biglandulosæ A. Juss. Walp. rep. 5, specimen non vidi. Videtur e descr. valde affinis *H. platypteræ*, a quâ distinguitur foliis junioribus subtus puberulis, foliis margine punctato-glanduligeris, racemis brevibus paucifloris, bracteis minimis, pedicello florali sub articulatione brevissimo.

H. Candolleana A. Juss. *Banisteria eglandulosa* DC. *Ban. suberosa* Griseb. *Ban. Spixiana* Mart. Gracilior *Het. platypteræ*. Inflorescentia ramosior.

Carpella in fructu sæpe duo, alâ longâ.

Var. calice glanduligero *Het. Lessertiana* A. Juss. In sylvis.

H. macrostachya A. Juss.

Alte scandens. Species pulcherrima foliis subtus aurato-sericeis. In sylvis subrara. Nonnulla specimina in Herbariis flores præbent in racemis simplicibus axillaribus dispositos.

Distinctio specierum in genere Tetrapterys difficillima. Bracteæ inflorescentiæ sæpe cito caducæ. Alæ fructus sæpe formâ et magnitudine leviter variant. In nonnullis speciebus pedicelli florales aliquando longiores gracilioresque occurrunt, etiam setacei (an flores tum steriles?). Inflorescentia sæpe male definita, paniculâ terminali plus minus basi folia ferente et in nonnullis speciminibus aspectum inflorescentiæ lateralis præbenti. Bracteæ modo magnæ et numerosæ, modo parvulæ et rariores plus minusve ab axi ad flores accedunt.

Tetrapterys calophylla A. Juss.

Species pulchra, in sylvis satis frequens, insignis caule robusto, foliis subtus tenuissime sericeo-subalbidis, leviter nitentibus, inflorescentiâ terminali maximâ, ramosâ, bracteis magnis ovalibus basi angustata pedicellatis, in vivo fusco rubentibus ; fructu juniori incano, samaris tetrapteris, alis superibus elongatis, inferioribus brevibus.

T. acutifolia Cav.

Folia ovato-oblonga, aut oblongo-lanceolata, apice attenuato-acuta, glabra præter aliquando nervum medium et petiolum, 11 cent. longa, 4 lata. Flores lutei, ut plurimum in paniculam terminalem, subangustam, mediocrem, dispositi. Bracteæ florales magnæ, ovatæ, pilosulæ, caducæ. Pedicelli florales sericei, subbreves. Fructus junior incano-sericeus. Samara adulta parce pilosula, pilis ad basim numerosis, quadrialata, alis inferioribus sæpius brevioribus, cristis nonnullis præter alas conspicuis.

In sylvis ad ripas sat frequens.

Vidi vivam ad Karouany, la Mana et circa Cayenne, et numerosa specimina sicca in Herbariis examinavi. Planta summopere variat, foliis ovatis aut lanceolatis, inflorescentiâ aperte terminali, aut basi foliiferâ, florum aggregationibus nonnullis subaxillaribus. Samara pilosula aut subglabra, alis inferioribus triplo brevioribus aut subæqualibus, alis subangustis aut latioribus. Specimina fructifera, bracteis omnibus sæpe deciduis, a floriferis bracteiferis aliquando in Herbariis separata fuerunt. Pili samaræ etiam decidui. Formæ variæ ut species propriæ certe descriptæ fuerunt, sed synonymia incerta.

Specimen authentice determinatum *T. discoloris* Meyer non vidi. In Herb. Juss. specimina *T. discolor* salutata, me judice a *T. acutifolia* non specifice differunt.

T. crispa A. Juss. Species instituta e specimine negligenter exsiccato, jam e vivo ab insectis læso, bracteas florales ob id margine crispulas erosasque præbenti. Specimen authenticum a Leprieur lectum in Herbario de Jussieu vidi, et bene similem agnovi plantæ quam ad ripas Karouany legeram flores paucos, uno ramulo, ferentem. Species *T. acutifoliæ* proxima, bracteas magnas ovatas pallide rubentes ferens, distincta foliis ovatis, apice breviter mucronatis, in juventute subtus adpresse puberulis. Fructus ignoratur. In Herbariis inveniuntur specimina *T. crispæ* male determinata.

Specimen authenticum *T. fimbripetalæ* A. Juss. Walp. rep. 5, non vidi. Videtur e descriptione affinis *T. acutifoliæ*.

Indicatur quoque in Cayenne *T. includens* Benth. Walp. ann. 2. Specimen nullum vidi. E descriptione videtur *T. fimbripetalæ* affinis. Flores inter bracteas duo involventes subsessiles. Folia bracte æque basi glandulas duo præbent. Petala majuscula. Folia ovata, apice rotundato, breviter mucronata, glabra, coriacea, nitida.

T. citrifolia Pers. *T. inæqualis* A. Juss. *T. mucronata*, *T. glaberrima* Benth. e descr.

Species agnoscenda foliis ovatis, glaberrimis, supra lucidis,

inflorescentiâ bracteis conspicue magnis destitutâ, squamulas lanceolatas loco bractearum paucas ad axim ferenti ; pedicellis glabris, gracilibus ; samarâ maturâ glabrâ, alis inferioribus brevioribus, cæterum summopere varians.

Vidi vivam fructiferam ad ripas Karouany nec eo tempore a *T. acutifolia* fructiferâ (bracteis delapsis) distinctam agnovi. Ulterius multa specimina, tum Guyanensia quam Antillana, in Herbariis vidi.

Inflorescentiæ sæpe axillares, subpaniculatæ, quanquam in nonnullis speciminibus inflorescentia terminalis quoque observetur. Samara quam in *T. acutifolia* sæpius minor, glabra aut parcissime basi pilosula. Flores lutei.

Formam pedicellis setaceis longioribus, calice eglanduloso, verisimiliter anomalam legit Leprieur.

In Guyanâ satis frequens. Leprieur, Mélinon, aliique legerunt.

Hiræa Blanchetiana A. Juss. Ad ripas fluviorum frequens. Species fruticosa, ramis virgatis. Coll. Sagot nº 101, Hostm. nº 101.

Var. *calice eglanduloso, H. fagifolia* A. Juss. Leblond, Herb. Mus. Par. Typo glandulifero verisimiliter multo rarior. Folia paulo angustiora.

H. affinis Miquel. Walp. ann. 1. Proxima *H. Blanchetianæ*, distincta ramis validis crassioribus, foliis multo majoribus. Accedit quoque ad *H. crassipedem*.

Folia oblongo-ovata, magna, 16 cent. longa, 10 lata, glabra, nervo medio glabro vel parce puberulo, petiolo crasso brevi. Nervuli reticulati, sed non tam dense reticulati ut in *H. Blanchetiana*. Calix glandulifer. Samara lae alata, pilosa. Sagot coll. 1270, Hostm. nº 291.

Ad ripas, non ut *H. Blanchetiana* frequens, forsan in parte superiori rivorum frequentior.

In *H. Blanchetiana* et speciebus affinibus carpellum unicum in fructu bene accrescit, carpellis duobus alteris

abortivis, ad alas breves irregulariter undatocontortas, reductis.

Nullum vidi specimen *H. fulgentis* A. Juss. in Guyanâ gallicâ collectum.

H. multiradiata A. Juss. *Banisteria quapara* Aubl. t. 186 excl. fructu. Facillime agnoscenda umbellis floralibus 25 aut 30 radiatis, foliis ovalibus magnis, supra glabrescentibus, subtus pilosis.

Ad ripas haud infrequens. Flores numerosi sed fructus rari. Ipse fructum frustra quæsivi. Fructum, usque adhuc ignotum, misit nuper Cl. Mélinon juniorem. Carpella tria in fructum sphæricum coalita ; alæ breves numerosæ, lobulatæ, irregulariter sinuato-undulatæ, puberulæ. An forma constans ?

H. ovatifolia Kth. Humb. nova gener. *Mascagnia ovatifolia* Gris. Fl. w. ind.

Specimen authenticum plantæ Grisebachii non vidi, sed descriptio bene convenit. Caulis volubilis, gracilis, junior breviter rubro-pilosa. Folia ovata, mediocri magnitudine, basi biglandulosa, præter nervos vix glabra, reticulata, breviter petiolata, petiolo piloso. Inflorescentia male definita, inter dichotomiam et paniculam intermedia, floribus in apice ramulorum dense subspicato-congestis, pedicellatis. Petala lutea ; calix villosus, glandulifer. Pedicelli ad partem tertiam inferiorem articulati, ut et ramuli paniculæ, rubro-pilosi. Fructus carpellis tribus conflatus. Samara alâ circulari magnâ superne fissâ circumdata ; ala dorsalis parva. Fructus maturus glaber.

Crescit præcipue in littore ? Legi ad ostia Maroni. Perrottet, Sagot, Mélinon.

Affinis est *H. Simsianæ* A. Juss. Antillarum, cujus specimen guyanense nullum vidi. In *H. Simsiana* samara alas marginales duo distinctas præbet.

H. bracteosa Sag. *Mascagnia bracteosa* Grisb. Flor. bras.

Scandens, incano-tomentosa. Folia ovata utrinque tomentosa. Flores parvi, lutei, in inflorescentiam paniculiformem vastam terminalem, bracteiferam dispositi, bracteis a formâ ovata ad linearem gradatim transeuntibus. Fructus carpellis tribus formatus. Samara pubescens, alâ circulari magnâ superne fissâ. Ala dorsalis parva. In Karouany satis frequens. Alibi forsan rara. Sagot coll. n° 97 sub *Hiræa albicans*. Nomen ipse Grisebach mihi dedit.

Jubelina riparia A. Juss. Malp. p. 321, tab. 20, Delessert; Icon. III, tab. 32; Walp. rep. 5.

Cito agnoscenda foliis magnis ovatis, utrinque, sed subtus præcipue, pubescentibus; floribus roseo-purpureis breviter pedicellatis, in paniculam compactam, bracteas plurimas ferentem, dispositis. Calicis sepalis linearibus elongatis, fructu in formâ normali, ovoideo carpellis tribus formato, pollicem longo, setas adpressas flavidas ferenti, carpello quoque 5-alato, alis brevibus subæqualibus irregulariter lobulatis, undato-sinuatis. Carpellum transverse sectum ad latera cavitatis seminiferæ vacuolas duo magnas præbet. Bracteæ alabastra et flores plus minus in paniculâ obtegunt, sed, dum fructus accrescunt, cadent.

Variet. *hiræoides*. *Hiræa rosea* Miquel, Stirp. surin.; Walp. ann. 2. Carpellis sæpius 1 aut 2 tantum accrescentibus, alis marginalibus maximis planis; alâ dorsali mediâ magnitudine, leviter undulato-sinuatâ, alis intermediis parvis crispulis irregularibus valde lobulata, semine sæpe abortivo, vacuolis lateralibus minimis.

Planta alte scandens ad ripas fluviorum potius collecta. Formam normalem primus collegit cl. Leprieur ad fluvium Oyapok, formam hiræoidem legit Kappler ad Commewyne superiorem n° 1807. Nuper eamdem formam legit cum fructibus maturis cl. Mélinon ad fluvium Maroni, qui *Jubelinam ripariam* floribus tantum præditam antea ad fluvium la Mana et in Maroni legerat.

Diplopteris paralias A. Juss. Malp.

Planta vix nota, a solo Richard cum fructibus et floribus submarcidis certe collecta, siccitate nigrescens et singularem similitudinem cum Banisteriis sect. *lucida* præbens, ita ut forsitan heteromorphia suspicari possit?

Ob similitudinem foliorum et inflorescentiæ florumque A. de Jussieu specimen a Martin collectum ad *Dipl. paralias* retulit. Herb. Mus. Par. Ipse, in Herbario proprio, possideo specimen floriferum, ab am. Giraud ad Roura collectum, floribus, bracteolis, inflorescentiâ et aspectu foliorum ad *D. paralias* accedens, foliis tamen paulo angustioribus.

In *D. paralias* samara junior puberula, adulta glabra, alas præbet 5, breves, coriaceas, irregulares. Folia ovato-lanceolata acuminata glabra, siccitate nigrescentia, breviter petiolata. Inflorescentia axillaris umbelliformis, bracteolata, bracteolis numerosis, parvulis, linearibus. Flores lutei, floribus *B. lucidæ* subsimiles. Calix glandulifer, sepalis margine præcipue pilosis. Alabastrum quam in *B. lucida* paulo minus. Pedicelli florales pilos adpressos nonnullos ferunt. Cavitas seminifera magna.

Rhizoboleæ.

Caryocar (*Saouari*) *glabrum* Pers. *Saouari glabra* Aubl. t. 240.

Foliis trifoliatis glabris, mediocri magnitudine. Ramulis glabris, ramosis, gracilibus. Floribus albis speciosis. Drupâ ovatâ, nucleo tuberculis aculeiformibus obsito, semine eduli.

Vulgo *Schawari*. Ad ripas rivorum in parte superiori haud infrequens. Flores in aquâ natantes sæpe obvii. Specimina in Herbariis non multa. Mélinon; Maroni.

C. villosum Pers. *Saouari villosa* Aubl. t. 241.

Rami robusti, crassi. Folia magna, trifoliata, foliolis subsessilibus, margine crenulatis, subtus puberulo-tomentosis.

Specimen foliiferum in Herb. Juss. Circa Caux et Orapu Aublet observavit.

Specimen vivum in pago Roura, verisimiliter cultum observavit cl. Vauquelin, qui oleum e fructu expressum edule, optimum, affirmavit.

Drupa teste Vauquelin, circiter Aurantii magnitudine, carnosa, circa menses Aprilem et Junium matura.

C. (Pekea) butyrosum Willd. *Pekea butyr.* Aubl. t. 238.

Folia palmatim 5-foliolata, foliolis glabris lanceolatis.

Ad fluvium Oyapok et Camopi, Aublet. In Herbario Parisiensi deest.

C. tomentosum Willd. *Pekea tuberculosa* Aubl. t. 239.

Foliis palmatim 5-foliolatis, foliolis subtus brevissime incano-puberulis, crassiusculis. Drupa major cortice mamillato-tuberculoso, carne paucâ coriaceâ, nucleo tuberculato setis aculeatis destituto.

In sylvis Caux et Roura ex Aublet. In Herbario de Jussieu adest specimen parvum folia tantum præbens, e stirpe juniori decerptum.

SAPINDACEÆ.

Sapindacearum monographiam accuratissime inchoavit cl. Radlkofer, qui jam opuscula diversa de generibus *Serjania*, *Sapindo*, *Cupania* et variis aliis in lucem edidit. Quanquam hæc opuscula et litteras nonnullas a cl. auctore acceperim, multa adhuc ignoro de hac difficili familiâ, et lectorem rogo ut catalogum Sapindacearum Guyanæ gallicæ veluti incompletum et erroribus forsan nonnullis obnoxium accipiat.

Radlkofer, ut in Monographiis fere semper evenit, species diversas magis subtiliter distinguit quam ego ipse et botanici anteriores qui de Sapindaceis scripserunt.

Cardiospermum microcarpum Kth. Circa Cayenne. Passim.

Serjania paucidentata DC. Passim, non frequens, a pluribus tamen botanicis collecta. Caulis sarmentosus lignosus. Folia glabra, lucida, firmula, rachide anguste superne alatâ, foliolis ovato-oblongis apice acutis, integris aut parcissime crenatis. Flores parvuli, puberuli. Alæ fructûs inferne dilatatæ.

S. pedicellaris Radlk. Legi in littore ad ostia Maroni. Coll. Sagot n° 1000. Flores ut in *Serjaniâ* submajusculi, pedicellati. Fructus membranaceus, apice leviter incrassatus, alis apice et basi subæquilatis, maturus facile in samaras tres secedens. Folia glabra, biternata, membranacea, mediâ magnitudine, foliolis dentatis. Caulis tenuior, mollior quam in *S. paucidentata*. Proxima est *S. membranacea* Splitz. in Surinam collecta, leviter distincta fructu tenuius membranaceo, alis inferne dilatatis et foliolis parcissime crenatis.

S. chartacea Radlk. Solus Leprieur legit. Vidi in Herb. Mus. Par. specimen unicum incompletum. Vix a *S. pedicellari* distinguere valeo floribus paululo minoribus.

S. grandifolia Sagot. Species magna, distinctissima, siccitate nigrescens. Folia magna, firma, glabra, biternata, foliolis ovato-oblongis integris.

Flores parvi, pedicellati, glabri, numerosissimi, glomeratim in axi racemi dispositi, racemis in vastas paniculas terminales aggregatis. Fructus magnus, in vivo amœne roseus, apice coriaceo valde tuberculato-incrassatus, alis inferne dilatatis. Foliola 11 cent. longa, 5 lata. Fructus 6 cent. longus, 3 1/2 latus. Passim in sylvis, haud frequens. Ad ripas legitur. Poiteau, Sagot, n° 80, ad Karouany, Mélinon ad Maroni.

Paullinia pinnata L.

Ad ripas fluviorum vulgatissima. Folia subbreviter petiolata, bijuga cum impari, rachi alatâ, foliolis oblongis, crenatis, glabris, brevissime petiolulatis. Cirrhi numerosi. Inflorescentia racemiformis.

Species summopere varians, foliis paulo majoribus aut mi-

noribus, foliolis ovatis aut oblongis rachi plus minus alata; floribus pedicellatis aut subsessilibus; fructu turbinato aut ovato, plus minus basi attenuato, apice dilatato, æquali aut leviter trigibboso, coccineo aut in purpureum vergenti. Planta, ut in Americâ, et in Africâ crescit et *P. senegalensis* synonyma admittitur. Radlkofer etiam ut synonyma accepit *P. diversifloram* Miquel et *P. Hostmanni* Steudel. Cirrhi duo ad basim racemi floralis sæpissime occurrunt

P. macrophylla H. B. K. Proxima *P. pinnatæ*, distincta foliis majoribus, rachide latius alatâ, petiolo longiori, foliolis oblongioribus, profundius crenato-dentatis, fructu majori, ovato v. suboblongo. Rarior iisdem locis crescit.

P. sphærocarpa Juss. *P. cupaniæfolia* Rich. ex Radlk.

Specimen incompletum vidi in Herb. Juss. floribus jam delapsis sed fructum nullum, etiam juniorem præbens. Foliis optime convenit cum specimine florifero a cl. Mélinon ad ripas amnis La Mana collecto, et mecum in Guyanâ communicato. Affinis *P. pinnatæ* a quâ primo aspectu diagnoscitur rachide angustissime alatâ, petiolo longiori, graciliori nudo, et præcipue floribus non e tuberculo glomeratim in axi racemi enatis, sed ex axi secundariâ brevissimâ rudimentariâ squamuligerâ, flores imperfectos subsessiles cum floribus pedicellatis perfectis gerente. Fructus maturus dicitur ovato-rotundatus. Crescit verisimiliter ad ripas fluviorum rarior. Cirrhi in specimine obvio nulli. Species ter collecta in Guyanâ a cl. Richard, Perrottet et Mélinon. Herb. Mus. Par. Specimen Perrottetianum fructus præbet.

P. ingæfolia Rich. Specimen Richardianum non vidi, sed descriptio bene convenit. Folia parva, glabra, pinnata cum foliolis inferioribus trifoliolatis. Foliola subovata inferne angustata, aliquando utro latere inæqualia, crenulata. Rachis anguste alata. Caulis apice tenuiter puberulus, adultus glaber. Cirrhi non numerosi, parvi. Flores minimi. Fructus parvus carmineo purpureus, ovato-subpyriformis, anguste trialatus.

Alæ in fructu juniori magis conspicuæ. Folia nonnulla superiora simpliciter pinnata. Foliola 2 1/2 cent. longa, 1 1/2 lata. Crescit passim, rara. Sagot, coll. nº 881 ad ripas fluvii la Mana.

In Herb. Mus. Par. *P. weinmanniæfolia* Martius Brasiliæ specifice non diversa mihi visa fuit.

P. tetragona Aubl. p. 355. Specimen authenticum non vidi. Sed. cl. Radlkofer vidit specimen Aubletii in Herb. Banks servatum. Aublet plantam tantum indicavit « foliis pinnatis, foliolis integerrimis, fructu trigono subalato », nihil dicit de rachide apterâ aut alatâ. Forsan ad *P. tetragonam* ducendum est specimen unicum incompletum a cl. Mélinon ad Maroni lectum insignem caule robusto quadrangulo. Foliis magnis, glabris, foliolis ovatis subintegris, rachide et petiolo late alatis. Floribus majusculis, racemosis subsessilibus, bracteolatis.

P. spicata Benth.

E foliis similibus duco ad *P. spicatam* specimen unicum incompletum a cl. Mélinon ad Maroni collectum, insignem, caule robusto quadrangulo, foliis magnis, glabris, petiolo nudo, rachide angustissime marginata, foliis ovatis, dentatis, apice acuminatis ; floribus dense in spicam dispositis. Bracteis linearibus subulatis, conspicuâ longitudine, in racemo florifero alabastra tantum præbenti apice comosis. Herb. Mus. Par. Mélinon.

P. tricornis Radlk. *Cupania nitida* DC. Solus Martin legit Herb. Mus. Par. Species magna, glabra. Caulis robustus. Folia pinnata, bijuga cum impari, rachide nudâ, foliolis ovatis apice acuminatis, magnis, integris, coriaceis, crassiusculis, petiolulatis. Cirrhi validi. Fructus majusculus, turbinatus, apice dilatato trituberculatus.

P. fibulata Rich. Species magna, agnoscenda foliis subtus breviter et parce rufo-puberulis, et racemis floralibus basi cirrhiferis. Specimen authenticum floribus munitum

vidi in Herb. Juss. Rachis nuda, rufo puberula; foliola ovata, magna, apice breviter mucronata, superne parce crenulata, in folio adulto supra glabra præter nervum medium, subtus parce rufo puberula, nervis lateralibus utroque latere 6 aut 7 prominulis. Racemus florifer longe pedunculatus, sub flores cirrhos duo præbens. Flores ut in *Paullinià* majusculi. Ovarium dense puberulum.

Ad hanc speciem ducendum videtur quanquam leviter diversum specimen a cl. Mélinon collectum in Herb. Mus. Par. servatum.

P. rufescens Rich. Vidi specimen authenticum in Herb. Juss. incompletum alabastra tantum præbens. Caulis validus, rufo pulverulentus. Folia magna, petiolo longo nudo, rachi nudâ, foliolis ovato-oblongis apice acutis, grosse crenatis, supra glabris, subtus dense breviter rufo-tomentosis. Cirrhi in specimine nulli. Richard legit.

P. Cambessedesii Pl. et Trian. *Ornitrophe macrophylla* Poiret DC. Prodr.

Species maxima, male nota, a solo Martin cum fructibus junioribus collecta. Caulis robustus, sarmentose scandens. Folia maxima, trifoliolata, longissime petiolata, foliolis maximis, glabris, integris, coriaceis, ovatis, petiolulatis. Fructus globosus magnitudine cerasi. Racemi florales verisimiliter subbreves, e parte e ligno ramorum prodeuntes. Herb. Mus. Par. Cambessedes ad genus *Paulliniam* duxerat.

P. capræolata Radlk. *Enourea capræolata* Aublet tab. 235. *P. connarifolia* Rich. ex Radlkofer.

Specimen authenticum Aubletii vidit cl. Radlkofer, qui ad *Paulliniam* abs dubio trahendum censuit et synonymum *P. connarifoliæ* agnovit. Folia pinnata, bijuga cum impari, satis magna. Rachis nuda. Foliola ovata, subsessilia, subtus rufo-puberula. Cirrhi multi, spiraliter contorti. Flores racemosi, albi. Calicis sepala 4 inæqualia. Petala 4, quorum 2 majora.

Stamina circiter 13 ex Aublet, brevia, inæqualia. Fructus globosus in valvas tres secedens. Rami secti succum lacteum fundunt. In Sinnamari superiori.

P. stenopetala Sagot.

Statim agnoscenda petalis linearibus angustissimis, floribus minimis in racemo gracili numerosissimis. Planta alte scandens, ramulis virgatis sat tenuibus, cirrhis nonnullis aut nullis in speciminibus siccis.

Planta glabrescens ; folia mediæ magnitudinis, bijuga cum impari. Petiolus nudus ; rachis nuda. Foliola satis magna, ovata, brevissime petiolulata, integra aut crenata, membranacea, nervis lateralibus prominulis. Racemi florales, longi, graciles, axillares aut apice rami subfasciculati. Flores minimi, breviter pedicellati. Calix glaber, 5-sepalus, irregularis, sepalo uno erecto, 2 deflexis approximatis, 2 lateralibus minimis squamæformibus. Petala 4, linearia, subæqualia, calice duplo longiora, basi squammula appendiculari munita. Stamina brevia 8 aut aliquando 12, inæqualia, inferioribus majoribus, superioribus subabortivis. Ovarium leviter deflexum, stylo longogracili, apice trifido, terminatum. Fructus maturus, parvus, ovatus, brevissime puberulus. Foliola majora, 14 cent. longa, 5 lata. Ad Maroni Mélinon legit. Herb. Mus. Par. Species *Enoureæ* affinis.

Toulicia guianensis Aubl. t. 140.

In sylvis non rara. Arbor mediocris, trunco gracili sub simplici aut apice parcissime ramoso, foliis maximis, pinnatis, multijugis, glabris ; paniculis floralibus maximis diffusis ; floribus albis, sessilibus, parvis, polygamis ; fructu tribus samaris formato, samaris apice seminiferis, cl. Radlkofer distinguit *T. guianensem* Aubl. cujus specimen authenticum in herbario Londinensi vidit, et *T. pulvinatam* Radlk., ad quam specimina mea refert. *T. pulvinata* differt tantum rachide folii subrotundâ nec compresso-carinatâ, petiolulis foliolorum brevissimis inflatis, paniculâ floridâ aphyllâ, nec basi folia re-

ducta subabortiva ferenti. Specimen Hostmannianum a cl. Radlkofer ad *T. guianensem* refertur.

Sapindus inæqualis DC.

Vidi vivum in pago Mana, forsan non spontaneum. Fructus maturos e Kourou accepi.

S. frutescens Aubl. t. 138. *Pseudima frutescens* Radlk. mihi tabulâ et descriptione Aubletii tantum nota. Species insignis foliis magnis 7-jugis, rachi nudâ, fructu coccineo, magnitudine cerasi majoris. Ab Aublet. in sylvis interioribus ad Rivum Galibicum collecta fuit. (*Sapindus arborescens* Aubl. tab. 139, videtur *Cupaniæ* aut potius *Mataybæ* species.)

Genus *Talisia*, ut a cl. Radlkofer intelligitur, continet plantas foliis et fructu sat diversas. Nempe folia sunt maxima multijuga, aut mediocria paucijuga, et fructus variat ovatus unicum semen abortu ferens, aut trilocularis, loculis indehiscentibus, pariete subcoriacea, ambitu ovato. Petala laminam appendicularem æquilongam sæpius præbent. Stamina 5 aut 8 observantur.

Talisia guianensis Aubl. tab. 136.

Mihi descriptione et tabulâ Aubletii tantum nota. Specimen authenticum cl. Radlkofer verosimiliter vidit. Aublet in Sinnamary superiori speciem legit cum floribus simul fructus valde juniores præbentem. Folia maxima multijuga glabra; panicula florida rosea.

T. carinata Radlk. *T. guianensis* et *T. glabra* herbariorum ex parte.

Distinguitur a *T. guianensis* ex Radlk., rachide carinatâ triquetrâ nec rotundâ, foliolis longius pedicellatis, crassiusculis, nervulis infra proeminentibus, carinatis, floribus albis, petalis extus glabris, calice profunde diviso, citius caduco.

Ad *T. carinatam* cl. Radlkofer specimina mea refert, sed

plantam bis aut ter, locis diversis, legi, aut siccam ab am. Giraud accepi, formâ leviter variabilem.

Variat etenim et in speciminibus meis, et in herbariis, glaberrima et pilos breves sparsos in foliis subtus aut in paniculâ floridâ ferens, fructu ovato paulo minori aut majori. Flores albi. Alabastrum oblongo-conicum, nec ut in tabulâ Aubletii ovatum. Fructus luteus, magnitudine olivæ aut pruni minimi, monospermus, pariete duriusculâ.

T. pilosula Sagot, Raldk.

Proxima *T. carinatæ*, a quâ differt foliolis subtus, præcipue in nervis, pubescentibus, et paniculâ pubescenti, bracteolas setaceo-rigidulas numerosas ferenti. Calix pubescens. Petala lanceolata. Ovarium pubescens.

Rara. Semel legi in Karouany.

T. mollis Kth. Herb. Mus. Par.

Folia maxima, multijuga. Foliola magna, ovato-oblonga, subtus tomentosa. Ramuli paniculæ floralis et calix pilis numerosis brevibus rufis obsiti. Flores (ut in genere) majusculi. Calix pubescens, profunde 5-fidus, sepalis oblongis. Petala oblonga, calyce paulo majora, extus in anthesi excurva. Laminæ appendiculares villosæ, erectæ, conniventes, petalis æquilongæ. Stamina 5, laminis paulo breviora, antheris oblongo-linearibus. In floribus observatis vestigium ovarii nullum. Discus annularis villosus. Fructus ignotus. Herb. Mus. Par. Leblond legit. Ulterius cl. Mélinon ad Maroni collegit florentem et fructus nonnullos ferentem.

T. megaphylla Sagot, Radlk.

Folia maxima, glabra, multijuga, circiter 10-juga, tripedalia. Foliola maxima, oblonga, apice acuminata, leviter coriacea. Rachis robusta triangularis. Flores quam in aliis Talisiis guianæ majores, tomentosi. Calix ad medium 5-fidus, sepalis ovato-oblongis coriaceis. Petala 5, oblongo-sublinearia,

calice duplo longiora. Laminæ appendiculares erectæ petalis æquilongæ. Stamina in floribus obviis jam decidua. Fructus valde junior, aut potius ovarium nuper accretum, globosum, tomento gossypino indutum, stylum apice ferens, intus triloculare. Fructus junior jam monospermus, loculis 2 abortivis. Fructus maturus ignotus. Foliola 30 cent. longa, 8 lata. Frutex. La Mana in sylvis rara. Sagot. Mélinon posterius legit ad Maroni, specimen insigne foliis paulo gracilioribus, ovario in floribus plurimis abortivo.

T. pedicellaris Radlk. *Cupania pedic.* Sagot in plant. guy. sicc.

Arbor mediocris altitudinis, valde ramosa, dioica, verisimiliter jam junior florens, aspectu ad *Cupaniam* accedens.

Folia mediæ magnitudinis, paripinnata, trijuga. Foliola membranacea, pedicellata, ovali oblonga, apice acuminata, supra glabra, subtus nervo medio excepto subglabrescentia, aut in speciminibus fæmineis (ad eamdem speciem pertinentibus?) puberulo-villosa.

Rachis subgracilis, glabra, aut pilosa. Stipulæ minimæ, caducæ. Flores masculi albi, pedicellati, parvi, in racemos axillares ramosos, aub subpaniculares, foliis breviores, dispositi. Calix 5 sepalus, sepalis ovatis, imbricatis, inæqualibus. Petala calice paululo longiora, oblonga, intus, loco laminæ, lineam densepilosam præbentia. Discus annularis subirregularis. Stamina 8, filamento gracili, villoso, antherâ parvâ rotundâ, nigrescenti. Ovarii rudimentum nullum.

Specimina fæminea aliquando paululo incerta, ob foliola subtus puberula paulo firmiora. Flores ignoti. Fructus ovatus glaber, testâ crustaceâ fragili, trilocularis, maturus? magnitudine olivæ. In fructu juniori stigma brevissimum, trifidum, persistens.

T. pedicellarem Radl. masculam legit Sagot, in sylvis Karouany raram. Coll. Sagot n° 1188.

Specimen fructiferum legit Leprieur sub Racariâ Herb. Mus. Par.

Specimina fructifera foliolis subtus puberulis firmioribus (*T. pulverulenta* Radlk.) legit ad Maroni Mélinon.

Fructus, verisimiliter junior, quandoque apice acutus, adultus apice obtusus.

Racaria guianensis Aubl. t. 382, mihi tabulâ et descriptione tantum nota, fructifera collecta, differt caule smplici, foliis multo majoribus, fructu satis diverso, et spinulis supra-axillaribus fasciculatis (stipulis induratis gemmæ novellæ).

Genus *Cupania* difficile. Occurrunt enim quandoque specimina mascula ab hermaphroditis leviter diversa. Foliolorum numerus incertus.

Cupania scrobiculata Rich. *C. porosa* Miquel. Quoad synonymiam confer. Radlk.

Frutex vel arbor parva, valde frequens. Folia sæpius trijuga, aliquando 2 vel 4-juga. Foliola alterna ovata vel oblonga, mediocri magnitudine, integra vel sinuata aut apice dentata, supra glabra, subtus glabra vel parce puberula poros hianthes nonnullos ad originem nervorum lateralium præbentia. Nervi laterales satis numerosi, prominuli. Flores parvuli, 3 millim. longi, brevissime pedicellati, ramose racemosi, racemis in paniculam terminalem dispositis. Calix puberulus. Petala minima, calice breviora, intus villosa. Fructus parvus, trigono pyriformis, 1 aut 2 cent. longus, sæpe sterilis, pariete coriaceâ gnosâ intus villosissimâ.

Specimina in herbariis plurima, formâ variabili.

C. lanuginosa Sagot, Radlk.

Rami juniores, petiolus et rachis, ramuli paniculæ floralis, pilis fulvis, densis, hirsuti. Folia (in ramis floriferis) 4 juga. Foliola ovato-oblonga, crenato-dentata, adulta supra præter

nervos subglabra, infra pubescentia, pilis in nervis numerosioribus. Flores albi parvi, ramose racemosi. In floribus masculis petala alba calice paulo longiora, laminâ appendiculari villosâ munita; discus lutescens; stamina 8.

Fructus 2 cent. longus, apice dilatato trigibbosus, inferne attenuatus, hirsutus, pariete fragili non crassâ. Bracteolæ lineares juxta fructum in rachide persistentes.

Masculam Sagot collegit nº 1214. Fœmineam fructiferam Mélinon in Maroni legit.

Folia juniora utrinque valde villosa. Foliola 7 cent. longa, 4 lata.

In Herbariis rara. Specifice mihi non distincta videtur *C. hirsuta* Radlk. in Guyanâ anglicâ a cl. Schomburg collecta. *C. vernalis* Camb. Brasiliæ meridionalis aliquid similitudinis in habitu præbet.

C. diphylla Vahl. *C. geminata* Poir.

Frutex ramis virgatis. Folia pinnata 1-juga. Foliola ovato-oblonga, subcoriacea, adulta supra glabra lucida, subtus breviter pubescentia, nervis reticulatis prominulis abundantius puberulis. Flores brevissime pedicellati, in racemos simplices vel parce ramosos, axillares aut terminales, dispositi. Axis racemi tomentosopubescens. Petala brevissima, villosissima. Ovarium tomentosum. Stigma trifidum brevissimum excurvum. Petiolus 2 cent. Foliola 6 aut 10 cent. longa, 3 aut 5 lata. Foliola nonnulla ex Radlkofer bijuga.

Flos 4 millim. lat. Stamina breviter exserta.

Rara, Maroni, Mélinon. In herbariis valde rara.

C. prœalta Sagot, Sched. *Talisia prœalta* Raldk.

Arbor. Lignum durum. Folia paripinnata, bijuga. Foliola integra, ovata, coriacea, glaberrima. Flores masculi tantum noti, floribus *Cupaniœ scrobiculatœ* majores, breve pedicellati, albi, in racemos compositos breves, axillares, aut

terminales, dispositi. Calix et axis racemi puberuli. Foliola 8 cent. longa, 3 lata. Flos 5 millim. Petala laminâ æquilongâ villosâ appendiculari munita. Discus inæqualis. Fructus ignotus. Raram in sylvis Karouany Sagot legit n° 1047. Aspectus *Cupaniæ* potius quam *Talisiæ*.

Genus *Matayba* Aubl. t. 128 excluso fructu, me judice, vix a *Cupaniâ* differt floribus minimis jam in alabastro apertis, petalis brevissimis, staminibus exsertis 7 aut 9 patentibus, fructu abortu sæpe 1 aut 2-carpellari, pariete tenuiori, coriaceâ.

Matayba Guianensis Aubl. t. 128.

In sylvis sat frequens ; ad ripas collegitur. Arbor mediæ staturæ, valde florifera. Agnoscitur præsertim floribus albis minimis, jam in alabastro apertis, in ramulis gracillimis paniculæ diffusæ racemose dispositis, brevissime pedicellatis; fructibus glabris, rubris, sæpe 1 vel 2-spermis, parvis, trilobopyriformibus, plus minus abortu deformatis, pariete tenui, coriaceâ intus glabrâ; foliis pinnatis glabris, trijugis, foliolis oblongis, apice acutis. Planta verisimiliter polygama, rarius fructus præbens. Gemmæ novellæ plus minus puberulæ.

In herbariis specimina florifera satis frequentia sæpe pessime determinata. Sagot coll. 1185. Cl. Radlkofer qui specimen authenticum Aubletii vidit et, more monographorum, plantas accuratissime observat, species Guianenses plures distinguit. Præsertim.

M. Guianensis Aubl. quam, præter Aublet, legerunt in Guyanâ gallicâ Leblond, Richard, Leprieur et Martin.

Et *M. arborescens* Radlk. a pluribus collecta, etiam Sagot coll. 1185.

M. arborescens Radlk evidenter ea planta est quam sub *M. Guianensi* descripsi.

M. Guianensis Aubl. *Cupania lævigata* Rich. pro majori parte,

diagnoscitur cortice ramulorum nigrescenti, foliolis ovato-oblongis apice sæpius subobtusis, subtus poros minutos ad originem nervorum lateralium (more *Cupaniæ scrobiculatæ*) præbentibus, floribus paululo majoribus, et axi racemorum floralium robustiori.

M. arborescens Raldk. præbet corticem albidum, foliola oblongiora, apice acuta, subtus poris nullis instructa, flores minimos axi gracillimâ insertos.

In herbario species duo distinguere valeo, sed *M. arborescens* melius cum figurâ Aubletii quadrare videtur et in descriptione Aublet fatetur varietatem observavisse.

M. patrisiana DC. Prodr. ex Radlkofer e Sapindaceis excludenda. Vidi in herbario Prodromi specimen authenticum, plantam mihi omnino ignotam præbens.

Dodonæa viscosa L.

Rara, Maroni. Mélinon.

Nihil certum cognovi de genere *Vouarana* Aubl. t. 374. Plantam Aubletii primum ad Sapindaceas De Candolle traxit *Matayba vouarana*, deinde ad Leguminosas *Crudya vouarana*. Specimen authenticum non vidi. Radlkofer inter Sapindaceas *Vouaranam* admittit sed brevem notam tantum scripsit. Duo species a cl. Mélinon collectæ habitu accedunt, sed fructibus carent. Herb. Mus. Par. In hoc catalogo ut male cognitas eas omisi.

HUMIRIACEÆ.

Vantanea Guianensis Aubl. t. 229. *Humirium vantanea* Baillon.

Roura, la Comté, Aublet. In Guyanâ Gallicâ Aublet solus legit. In Guyanâ anglicâ ad Roraima Schomburg invenit.

V. parviflora Richard, *Humirium vantaneoides* Baillon. In

sylvis rara. Richard. Mélinon juxta Maroni. Proxima *V. Guianensi* a quâ differt floribus minoribus, alabastris triplo brevioribus, petalis extus puberulis, foliis minoribus, longius petiolatis.

Humirium balsamiferum Aubl. t. 225 sub *Houmiri*. In sylvis passim. Arbor non valde frequens. Folia diversa in ramis vetustis floriferis et in ramis junioribus vigentibus foliosis. In stirpe novâ, nuper e semine enatâ, vidi folia longissima, angusta, basi valde auriculata, non decurrentia. Folia ramorum florentium ovata, sessilia, plus minus basi auriculata leviter decurrentia.

H. Guianense Benth.

Circa Cayenne, legit Mélinon.

H. subcrenatum Benth.

Indicatur ab cl. auctore circa Cayenne. Specimina non vidi. E descriptione videtur proximum *H. Guianensi*, a quo differt foliis subcrenulatis, ramulis junioribus puberulis, petalis extus puberulis. Forsan synonymum habendum est *H. surinamense* Miquel stirp. surin. tab. 24.

Nonnullæ species parum diversæ, a cl. Schomburg in Guyanâ anglicâ collectæ, a Bentham descriptæ fuerunt.

Specimen a Leblond lectum in Herb. Paris. ad *H. floribundum* Martius relatum fuit. Differt a proximo *H. balsamifero* foliis minoribus, non decurrentibus.

Sacoglottis amazonica Martius.

Specimen fructiferum a cl. Leblond lectum, ob foliorum similitudinem, ad *S. amazoniçam* relatum fuit in Herb. Mus. Par.

Roucheria calophylla Planchon. Walp. Ann. 1.

Arbor parva, glaberrima. Folia oblonga, bási leviter attenuata, apice acuminata, glabra, lucida, petiolata, nervis paral-

lellis numerosis, integra aut subcrenulata. Flores parvi, pallide fulvi, odore grato *Vitis*, in paniculam terminalem cymosam dispositi. Calix 5-fidus; petala calice triplo longiora; stamina 10; stylus radiatim 5-fidus; ovarium 5-loculare. Drupa ovata 1 cent. longa. Folia 13 cent. longa, 5 lata, petiolo 2 cent. In sylvis satis rara. Karouany Sagot n° 942.

R. humiriifolia Planchon non videtur specifice diversa. Inflorescentia enim in *Roucheriis* constat cymis floralibus longe pedonculatis ex axillâ foliorum superiorum enatis, apice rami paniculæ terminalis aspectum præbentibus. Non mirandum est ramos nonnullos cymas florales axillares præbere.

MELIACEÆ.

De Meliaceis Guyanensibus multa mihi incerta manent. Post prima Prodromi volumina edita A. de Jussieu Mém. Mus. Par. t. 19 monographiam Meliacearum scripsit, cujus species novæ in Walpers Repert. 1 inscriptæ sunt. In herbario Mus. Par. vidi specimina guyanensia authentice determinata, et descriptiones breviores in Walpers attente legi. Nuper cl. C. de Candolle *in Monogr. phanerog. Prodromi* t. 1, novam Meliacearum monographiam edidit quam citius percurrere tantum licuit et cujus specimina sicca authentica non omnia vidi. Erroribus et omissionibus obnoxiam hanc enumerationem specierum guyanensium fateor.

Melia Azedarach L. var. *M. sempervirens* Sw. C. DC. colitur in hortis.

Guarea trichilioides L. G. *Aubletii* A. Juss. *G. multijuga* A. Juss. C. DC. In Guyanâ præsertim in littore vulgatissima, ab incolis sub nomine *Bois balle* nota, eò quod fructus globosus magnitudine et formâ *balle de fusil* refert. Folia adulta glabra. Foliola 6 aut 3-juga, ovata aut oblonga, magnitudine variâ. Inflorescentia valde variabilis, spiciformis, ramosa aut paniculata. Ovarium primo aspectu glabrescens, lentis opticæ

ope pilos breves, sparsos præbet. Fructus globosus, glaber, colore subfulvo, coriaceus, epidermide lenticellari leviter rugosâ. Fructum perfecte maturum et semen in vivo non observavi. Flores albi. Arbor mediocris, valde florifer. Specimina nonnulla præbent racemos florales e ligno ramorum ortos.

G. scabra A. Juss. Species valde incerta. Vidi specimen incompletum in Herb. Mus. Par. Aspectus *Guareæ Aubletii.* Vix rachide scabra puberula et fructu parce pulverulento-puberulo distincta. Flores et fructus maturi desunt.

G. affinis A. Juss. Specimen imperfectum a Perrottet lectum servatur in Herb. Mus. Par. Fructus tomentoso-velutinus, e globoso pyriformis. Axis racemi tomentosa. Foliola ovata supra glabra subtus pubescentia. Ramuli petiolique tomentosi.

G. costata A. Juss. Solus Perrottet legit. Specimen imperfectum fructiferum in Herb. Mus. Par. vidi. Fructus globosus 12-costatus, brevissime velutinus. Foliola 3 vel 2-juga, ovato-lanceolata, glabra.

G. Richardiana A. Juss. Specimen non vidi.

G. Kunthiana A. Juss. Mihi male nota. Specimina Guyanensia completa authentica non vidi. E descriptione agnoscitur ovario glabro.

G. megantha A. Juss. Species omni parte maxima, optime distincta, a solo Martin in Guyanâ lecta. Vidi specimen floriferum in Herb. Mus. Par. Cum *G. grandifolia* conjunxit C. de Candolle.

Trichilia euneura C.DC. Solus Leprieur legit. Rami robusti; folia magna erecta. Foliola 4 vel 5-juga, subsessilia, ovato-oblonga, apice acuminata, supra glabra, subtus pallida, brevissime puberula, nervis lateralibus numerosis, prominulis, 12 cent. longa, 4 lata. Flores 5-meri, in cymas foliis multo breviores dispositi. Fructus valde junior globosus parvus.

T. Schomburgkii var. Statim agnoscenda foliis subsessibus, foliolis inferioribus parvis ita cauli approximatis ut aspectum stipularum præbeant. Planta glabra in sicco fuscescens, foliis magnis prædita, foliolis superioribus magnis, inferis parvis. Flores 4-meri. Ad Maroni legit Mélinon.

T. micrantha. Flores minimi, 4-meri. Folia glabra pinnata, foliolis oblongis apice acuminatis.

Solus Leprieur legit Herb. Mus. Par.

T. Cipo C. DC. *Moschoxylon.* Folia imparipennata, magna, glabra, subcoriacea, foliolis circiter 7, oblongis, accuminatis, alternis. Flores parvuli.

Solus Perrottet legit.

T. surinamensis C. DC. Moschoxylon surin. Miquel. Arbor mediæ staturæ, ad ripas fluviorum haud infrequens in sylvis interioribus. Flores minimi 4 meri.

Carapa Guyanensis Aublet t. 387. Arbor in sylvis præsertim solo humido fertili valde frequens, incolis bene cognita, botanicis aliquid incerti præbens ob flores 4 aut 5-meros, et foliola apice obtusa aut acuta, crassiora aut tenuis membranacea, plus minus in folio numerosa. Arbor mediæ staturæ trunco subsimplici apice parce ramoso. Folia maxima, tripedalia, foliola circiter 16 gerentia. Flores albi pedicellati aut subsessiles, in ramos vastissimæ paniculæ glomeratim dispositi. Petala 4 aut 5; tubus stamineus late cylindricus ovatus. Fructus magnus, rotundus, coriaceus, semina magna, compressa, cuneata continens. Oleum butyrosum amarum insectifugum e seminibus exprimitur. In herbariis folia subabortiva reducta floribus approximata aliquando pro foliis normalibus botanici habuerunt.

Cedrela guianensis A. Juss. Species proxima *C. odoratæ*, a quâ diagnoscitur foliolis subsessilibus, nec conspicue pedicellatis. Raro a botanicis collecta ob altitudinem arboris. Poiteau

Herb. Mus. Par. Ipse junioren legi foliiferam. Arbor maxima in littore et in sylvis interioribus sparse crescens, foliis læte virentibus nec atrovirentibus in sylvâ agnoscenda. Truncus basi costis lamelliformibus auctus. Lignum primo tempore album, mox siccando rubens, magno pretio habetur eo quod a Termitibus non destruitur ob amaritudinem. Vulgo *Acajou*.

AMPELIDEÆ

Cissus sicyoides L. Valde frequens.

Var. *maritima Ciss. puncticulosa* Rich. Robustior, folia paulo majora, crassiora. Caulis puncticulosus. *C. sycioides* habet paniculam floridam ex albido sub virentem. Bacca nigra est, sapore malo, acri.

C. trifoliata L. (non Jacq.). *C. lucida* Poiret. *C. erosa* Rich. *C. quadrialata* HB. *C. elongata* Miquel.

Folia trifoliata, foliolis oblongo-ovatis apice acuto dentatis, glabris. Cymæ floridæ coccineæ, ramulis, pedicellis, calicibus, petalis, fulgide rubris. Flores minimi. Bacca parvula, nigra. Variat maxime in herbariis caule alato, et graciliori exalato, foliolis latioribus aut angustioribus elongatis, denticulatis aut profunde dentatis, gemmis novellis et cymâ floridâ plus minus puberulis. Satis frequens, in littore præsertim.

In Flora Brasiliensi cl. Baker, me judice, species nimis subtiliter distinxit, et immerito ad genus *Vitem* traxit.

OXALIDEÆ

Oxalis Barrelieri Jacq. Valde frequens in littore et in cultis.

Averrhoa Bilimbi L. colitur.

A. carambola L. colitur.

RUTACEÆ

Tribulus maximus L. Solus Leprieur legit. Herb. Mus. Par.

Zanthoxylon Perrottetii DC. Satis frequens in littore, in sylvis interioribus rarior. Spinæ multæ in ramis foliiferis valde vigentibus, sæpe raræ, parvulæ aut vix nullæ, in ramis floriferis. *Z. caribæum* in Herb. Juss. non specifice differt.

Z. hermaphroditum Willd. *Fagara pentandra* Aubl. t. 30. Species ab Aublet lecta prope Cayenne in sylvis juxta *crique fouillée*, non rursus reperta. In Herb. Mus. Par. deest. Folia videntur quam in *Z. Perrottetii* majora, foliolis majoribus, integris, minus numerosis.

Z. clava herculis L. Crescit sparse, præsertim in littore. Folia et aculei multum variant prout specimina in ramo valido aut in ramulo laterali debili lecta fuerunt.

Quassia amara L. In Maroni superiore legit Rech. In Horto botanico Cayennensi vidi vivam. Fruticulus humilis, abunde florens; flores coccinei. Meyer Primit. flor. Essequ. abundantem in sylvis Essequebo asseruit et staturâ arboreâ præditam.

Monniera trifolia L. Aubl. t. 293. In littore abundans.

Ticorea fœtida Aubl. t. 277. *T. longiflora* DC. *T. pedicellaris* DC. In sylvis passim. Planta a me viva observata corollâ ad *T. longifloram* accedebat. Suspicor in tempestate siccâ præsertim florem aliquando longitudinem normalem non præbere.

Galipea trifoliata Aubl. t. 269. *G. fissa* Miquel. In sylvis frequens. Suffruticulus, foliis trifoliolatis, glabris, foliolis apice sæpius emarginato subfissis.

Simarouba amara Aubl. t. 331 et 332. *S. officinalis* DC. Arbor in sylvis frequens, insignis ligno albo, levi, amaro.

(Les troncs frais de *Simarouba* servent dans les exploitations

de bois à faire flotter les radeaux de bois lourds, auxquels on les joint. Le bois sec se scie bien et sert pour chevilles de bardeaux dans les toitures. Le bois de *Quassia amara* des pharmacies est, je crois, du bois de *Simarouba*. Au Brésil, on en fait des gobelets qui rendent amère et médicamenteuse l'eau qu'on y verse.)

Genus *Simaba* male definitum, continet species foliis parvis trifoliolatis et floribus parvulis donatas, et species aspectu diversissimas, foliis magnis multijugis, floribus majusculis, petalis erectis acutis, floribus dense racemosis, præditas.

Simaba Guianensis Aubl. t. 153.

Frutex foliis trifoliolatis aut abortu 1 vel 2 foliolatis, floribus 4 aut 5-meris. Ab Aublet ad Orapu lecta, non rursus collecta.

S. aruba St-Hil. *Aruba Guianensis* Aubl. t. 115. Species præcedenti affinis, floribus 5 aut rarius 6-meris, in sylvis Roura ab Aublet collecta, non rursus reperta.

S. multiflora A. Juss. Mem. rut. t. 27. Walp. ann. 1, Herb. Mus. Paris.

Diagnoscitur floribus in paniculas multifloras dispositis et foliis imparipinnatis sæpius foliola 7 aut 5 ferentibus. Synonymia est *S. hostmanni* Steudel in Surinamo ab Hostmann et Kappler n° 141 lecta. In Guyanâ gallicâ solus Martin legit. Crescit quoque in valle Amazonicâ. Folia ut in præcedentibus variant. Folia nonnulla paripinnata, alia trifoliolata, alia etiam parvula unifoliolata.

S. cedron Planchon Walp. ann. 1.

Folia maxima multijuga, foliolis ovato-oblongis, glabris, coriaceis, subsessilibus. Flores ut in genere maximi, 2 centim. longi, subsessiles aut breve pedicellati, in axi robustâ, puberulo-ferrugineâ, dense, glomeratim, inserti. Inflorescentia ramose racemosa. Calix cupuliformis, obtuse 5 dentatus ; pe-

tala erecta longissima, lanceolata linearia, acuminata, puberula. Stamina 10, petalis paululo breviora, lamellam linearem, longam, erectam, antice ferentia. Ovarium puberulum, gynophoro brevi, crasso, pentagono insertum. Stylus longus, simplex, in flore lamellis et staminibus fasciculatim erectis circumdatus. Forma alabastri *Guaream* imitatur.

Ad Maroni Mélinon legit. Herb. Mus. Paris.

Foliola 15 centim. longa, 4 lata. Rachis robusta ad insertionem foliolorum nodosa.

S. trichilioides St-Hil.

Indicatur in Brasiliâ et in Guyanâ. Affinis *Simabæ cedron*. Foliola describuntur supra pubescentia subtus subtomentosa vel glabra. Specimen Brasiliense in Herb. Mus. Par. vidi. Fo i ola magna, ovata, obtusa, paucijuga.

Raputia aromatica Aubl. tab. 272 mala.

Lecta ab Aublet in sylvis, juxta fluvium Orapu, non rursus reperta. In herbario Mus. Par. deest. Aliæ species ejusdem generis in Brasiliâ collectæ fuerunt. Planta, e descriptione et tabulâ Aubletii, cito agnoscenda, foliis oppositis, trifoliolatis, longe petiolatis, glabris ; floribus ex albido viridibus, dense, unilateraliter, racemosis ; racemis axillaribus, leviter incurvis. Corolla brevissime basi tubulosa, aspectu subbilabiata, petalis 3 coalitis erectis, 2 deflexis. Stamina fertilia 2, filamento laminam appendicularem ferenti, stamina sterilia 3, rudimentaria, ad filamentum villosum reducta, omnia tubo corollæ inserta. Ovarium pentagonum, disco insertum ; stylus simplex, stigma discoideum. Fructus capsularis coriaceus, carpellis 5 monospermis, dehiscentibus, formatus. Corolla staminaque aliquid *Galipeæ* præbent, fructus et inflorescentia aliquid *Monnieriæ*.

Pilocarpus racemosa Vahl. var. *P. latifolia* A. St-Hil. in Herb. Mus. Par.

Ramuli robusti, lignosi, glabri. Folia ovato-oblonga, basi attenuata, apice dilatata, integra, glabra, coriacea, breviter petiolata, magna, nitida. Flores parvi, patentes, longissime pedicellati, in racemum erectum, robustum, prælongum, ebracteatum, multiflorum, dispositi. Petala 5 oblonga, patentia ; stamina 5 brevia ; ovarium discoideo-hemisphæricum, stylo brevissimo simplici terminatum. Folia 18 cent. longa, 6 lata, petiolo 1 1/2 cent. Pedicellum 3 cent. longum, gracile glabrum. Flos vix 1 cent. diam. Solus legit Martin Herb. Mus. Par.

Genus *Picramnia* inter Terebinthaceas in Prodromo enumeratum nunc ad Rutaceas juxta *Simaroubam* refertur.

Picramnia tariri DC. Prodr. *Tariri guianensis* Aubl. t. 390. Planta male nota. Fruticem folia tantum præbentem Aublet in sylvis observavit. Folia imparipinnata, 5 vel 6-juga. Foliola ovato-subcordiformia, apice acuminata, alterna, glabrescentia sed margine inconspicue puberula. Folia trita colorem violaceum largiuntur, Indis usitatum. Perrottet *Picramniam tariri* foliiferam legit, et specimen in herbario Parisiensi vidi, leviter diversum foliolis oblongis, nervo medio inæqualiter partitis, evidentius pedicellatis, rachide puberulâ. Folia speciminis exacte conveniunt cum *P. tariri* floribus munitâ a cl. Spruce collectâ nº 3217 et 1955.

Specimen authenticum Aubletii in Herb. Jussieu vidi. Folia siccitate nigra, foliola basi inæqualia, sessilia, rachis brevissime puberula.

Tribus Ochnaceæ

Gomphia Candollei Planchon. *G. nitida* DC non Sw. Passim in sylvis ad ripas. Sagot nº 772. Proxima *G. Guianensi*, a quâ differt, foliis ovatis nec oblongis, floribus paululo minoribus, staturâ paulo minori. Ramuli paniculæ fructiferæ coccinei. Drupa matura nigra.

G. Guianensis Aubl. sub *Ouratea gui.*, t. 152. Rara. Aublet, Mélinon ad Maroni.

G. acuminata DC. *G. surinamensis* Planchon. Multo gracilior. Folia denticulata. Rara. Martin herb. Mus. Par.

Elvasia hostmannia Planch. Walp. Ann. 1.

In sylvis ad ripas passim.

Walkera integrifolia DC.

Indicatur a Prodromo in Guyanâ gallicâ. Specimen nullum vidi.

(*A suivre.*)

RECHERCHES SUR LES CYCADÉES

Par M. Melchior TREUB
Directeur du Jardin botanique de Buitenzorg (Java).

Entre Phanérogames et Cryptogames il y a une profonde lacune, qui n'est comblée jusqu'ici ni par les représentants actuels du règne végétal, ni par les types connus des flores disparues. Il n'y a que quelques piliers se dressant dans le gouffre, et qui semblent faire preuve d'une communication établie autrefois entre les deux versants opposés. Parmi ces piliers, il faut compter sans doute, du côté des Phanérogames, les Cycadées. Phanérogames indubitables d'après leur mode de reproduction, elles font néanmoins penser aux Cryptogames par mainte particularité, notamment aux Fougères; il est même plus facile de se représenter leurs rapports d'autrefois avec les Fougères que leur relation avec un groupe quelconque de Phanérogames.

C'est à peu près en ces termes que s'exprimait Braun dans son remarquable mémoire, lu à l'Académie de Berlin le 22 avril 1875 (1). Si j'emprunte les mots du célèbre botaniste, c'est qu'on ne saurait mieux indiquer qu'il ne l'a fait l'intérêt qui doit s'attacher à l'étude des Cycadées.

Quoique les recherches de M. Warming (2) soient venues élucider plusieurs points dans l'histoire naturelle des Cycadées, les difficultés qu'on éprouve en Europe à se procurer les matériaux suffisants pour des travaux de détail ont forcément dû laisser des lacunes dans les données fournies par ces belles observations. Les études faites sur les organes de la reproduction, chez cette intéressante famille, sont surtout loin d'être aussi complètes que celles qu'on a exécutées pour les Angiospermes.

(1) A. Braun, *Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen* (*Monatsber. der Akad. Berlin*, 1875, p. 267).

(2) E. Warming, *Recherches et remarques sur les Cycadées*, Copenhague, 1877. — *Contributions à l'histoire naturelle des Cycadées*, Copenhague, 1879. — *Sur les Cycadées* (*Actes du congrès d'Amsterdam*, séance du 13 avril 1877).

Et pourtant la connaissance exacte de tous les détails de l'évolution des ovules et des sacs polliniques dans les Cycadées est de première importance, parce que grâce à elle on trouvera peut-être des points de transition, inconnus jusqu'ici, entre les autres Phanérogames et les Cryptogames vasculaires.

Aussi, avant de partir pour Java, m'étais-je déjà proposé d'étudier aux Indes, en premier lieu, les Cycadées. Arrivé à Buitenzorg, je me suis bien vite aperçu que les matériaux pour cette étude n'y sont pas si facilement accessibles qu'on se l'imagine volontiers en Europe. Ainsi, j'aurais voulu donner dès maintenant des indications précises sur l'embryogénie du *Cycas circinalis*, mais je n'ai pas pu me procurer jusqu'ici les matériaux nécessaires, de sorte que je suis obligé de renvoyer ce point intéressant à la suite de cet article, que je compte continuer dans ces *Annales*.

Pour le moment, je dois me borner à exposer les résultats auxquels je suis arrivé en suivant pas à pas le développement de l'ovule dans une espèce, et celui des sacs polliniques chez une autre. Je me plais à croire que les données que je suis à même de fournir présentent de l'intérêt au point de vue général, notamment en ce qui concerne les premières phases de l'évolution de l'ovule. En tout cas, ce travail servira à mieux faire connaître la famille nommée « prototype des Angiospermes » par le savant botaniste qui occupe actuellement la chaire de Braun.

I

Développement des sacs polliniques du Zamia muricata.

Depuis le travail de Karsten sur le *Zamia muricata*, on sait que chaque écaille, représentant une étamine, porte sur sa face inférieure, deux par deux, 20 ou 24 sacs polliniques, insérés de chaque côté de la ligne médiane (1). J'ai presque

(1) H. Karsten, *Organogr. Betracht. der* Zamia muricata. Berlin, 1857, p. 194.

toujours trouvé six paires de sacs sur chaque lobe d'étamine (pl. 9, fig. 6), rarement cinq.

Les plus jeunes écailles pollinifères que j'ai trouvées présentaient, tout près de l'insertion sur l'axe floral, deux faibles excroissances latérales. En l'examinant d'en bas, on remarquait sur chaque excroissance, près de la partie médiane plus élevée de l'étamine, une légère proéminence. Dans un stade un peu plus avancé, les excroissances latérales de l'étamine prennent le caractère de véritables lobes ; leurs couches cellulaires inférieures et les cellules du bord conservent le caractère de méristème (1). Sur chaque lobe on découvre bientôt, à une plus grande distance de l'axe de l'étamine, une seconde protubérance, pas aussi haute encore que la première, et évidemment formée plus tard qu'elle; c'est ce qu'on voit dans la figure 1, qui permet encore de juger de la position relative des deux protubérances sur chaque moitié d'étamine. A mesure que les lobes latéraux s'accroissent par leurs bords, de nouvelles protubérances prennent naissance, tour à tour plus proches ou plus éloignées de l'axe floral (fig. 9). Cela continue jusqu'à ce qu'il y en ait, normalement, six sur chaque lobe : la plus jeune paraît toujours être celle qui est insérée, sur le bord du lobe, à la plus grande distance de l'axe floral. Les figures 2-5, planche 9, sont prises d'après des coupes menées perpendiculairement au plan et à l'axe de l'étamine. Dans la figure 2, on voit le commencement d'une protubérance; quelques cellules sous-épidermiques s'allongent et se segmentent. La figure 3 représente une section d'une protubérance plus âgée, à peu près de la même hauteur que la plus grande dans le cas de la figure 1. Dans les figures 4 et 5 je n'ai représenté que les contours de coupes transversales de l'étamine. Dans la première de ces figures, il n'y a encore qu'une protubérance de chaque côté de la partie médiane élevée de l'écaille pollinifère ; la figure 5 montre, sur chaque moitié, une plus jeune protubérance, presque imperceptible, à côté de la grande. M. Warming,

(1) Voy. aussi L. Juranyi, *Bau und Entwickelung des Pollens bei* Ceratozamia longifolia (*Pringsheim's Jahrbücher*, Bd VIII, 1872, p. 385).

à qui nous devons la découverte de ces protubérances chez les *Ceratozamia*, les a nommées réceptacles (1), à juste titre, car elles sont certainement les homologues des réceptacles des Fougères, puisqu'elles engendrent des sacs polliniques qui ne sont en effet que des microsporanges.

Chaque réceptacle donne naissance à deux sacs polliniques. Lorsque les plus jeunes des réceptacles ne sont pas encore assez avancés pour produire des sacs polliniques, ceux-ci ont déjà commencé à se former dans les plus âgés.

Les premières traces d'une formation de sac pollinique consistent en un allongement, suivi de segmentations, de quelques cellules sous-épidermiques sur les deux flancs du réceptacle, près de son sommet (fig. 7, pl. 9, à gauche). De la sorte, les réceptacles présentent bientôt deux légères excroissances ; celles-ci, qui sont les jeunes sacs polliniques, paraissent souvent dues, en majeure partie, à la formation d'un petit groupe de cellules s'appuyant contre l'épiderme et s'avançant dans l'intérieur du réceptacle (ce groupe aurait cinq cellules internes dans la coupe de la figure 8). Il est possible que tout ce groupe tire son origine de quelques cellules sous-épidermiques, mais je ne puis pas l'affirmer positivement. En étudiant des stades un peu plus avancés, on distingue souvent, sur des coupes longitudinales bien réussies, dans chaque sac pollinique, un groupe de cellules plus ou moins distinct et différent du tissu environnant ; il se compose de quelques grandes cellules internes recouvertes de couches à éléments plus aplatis qui s'appuient en partie contre l'épiderme (pl. 10, fig. 1). En y regardant de plus près, on voit ordinairement que les quelques grandes cellules internes tranchent nettement sur les rangées longitudinales qui se trouvent au-dessus, non seulement par leurs dimensions, mais aussi par la direction de leurs cloisons (pl. 10, fig. 1, 2, 3, 5) (2). Sur de minces coupes longitu-

(1) Warming, *Contributions à l'histoire naturelle des Cycadées*. Copenhague, 1879 ; p. 1 du résumé français.

(2) En parlant des jeunes sacs polliniques, je dois faire remarquer qu'il n'est

dinales de sacs plus âgés, on voit plus distinctement le groupe dont je viens de parler; dans les deux parties du groupe, les éléments se sont multipliés; il ne reste plus de doute maintenant que les grandes cellules internes ne sont autre chose que les cellules-mères primordiales du pollen (fig. 3). Dans des sacs comme celui de la figure 3, on réussit généralement à reconnaître les cellules périphériques qui surmontent les cellules primordiales et qui sont probablement de même origine qu'elles. Plus tard, la masse des grandes cellules s'est considérablement accrue, comme dans le cas de la figure 4, mais on réussit rarement à distinguer, comme dans cette figure, la colonne de cellules périphériques qui y appartient.

Les cellules primordiales continuent toujours à se segmenter, et finissent par former une grande masse centrale, enveloppée de quelques assises-limites continues (pl. 11, fig. 1 et surtout fig. 2). Pendant ce temps, il arrive toujours qu'au milieu du groupe de cellules-mères primordiales, il y en a quelques-unes qui sont en train d'être résorbées; on les reconnaît d'abord, à ce que leurs noyaux et leur protoplasma s'unissent en un corps homogène réfringent (voy. deux cellules dans la figure 1, et les figures 4 et 5). Les éléments des couches limites paraissent tirer leur origine du groupe de cellules-mères primordiales, et non du tissu environnant (fig. 3); toutefois les indications que je puis donner là-dessus ne sont pas assez certaines.

Quoi qu'il en soit de ce dernier point, l'histoire du développement des sacs polliniques, tel que je viens de la tracer, présente de nombreux points de rapport avec ce que nous savons de l'évolution des sporanges, surtout d'après les dernières investigations de M. Goebel (1). Le groupe de cellules que j'ai trouvé, plus ou moins nettement délimité, dans les jeunes sacs polliniques, constituerait alors l'homologue de l'*arche-*

pas possible d'indiquer exactement la limite qui sépare le tissu du sac de celui du réceptacle.

(1) K. Goebel, *Beitr. zur vergl. Entwickelungsgesch. der Sporangien* (*Bot. Zeit.*, 1880).

sporium de M. Goebel. Il n'est pas nécessaire d'insister sur la ressemblance qui existe, d'autre part, avec le développement des sacs polliniques chez les Angiospermes (1).

Dans la figure 2, planche 11, les cellules épidermiques qui occupent le sommet du sac sont plus allongées; seulement je n'entrerai pas dans le détail de la structure de la paroi du sac pollinique adulte, ce point étant suffisamment élucidé par les recherches de M. Warming sur les *Ceratozamia* (2). M. Warming a de même indiqué déjà que les sacs polliniques se rapprochent beaucoup, par leur structure, des sporanges des Osmundacées et surtout des Marattiacées (spécialement de l'*Angiopteris*). Mais il y a une autre chose à laquelle je crois devoir m'arrêter plus spécialement, savoir la formation du pollen. A cet égard, M. Warming partage les vues de M. Juranyi; il est vrai qu'il ajoute « autant que j'ai pu suivre les phases de son développement ».

M. Juranyi est l'auteur d'un travail connu sur la structure et le développement du pollen dans le *Ceratozamia longifolia*, travail méritoire parce que nous lui devons les premières indications sur le développement du pollen dans les Cycadées (3). Cependant je dois avouer que les résultats auxquels je suis arrivé pour le *Zamia muricata* diffèrent à plusieurs égards de ceux obtenus par M. Juranyi pour le *Ceratozamia longifolia*.

En faisant éclater un jeune sac pollinique, par une légère pression sur la lamelle, les cellules-mères du pollen se répandent dans le liquide de la préparation. J'ai trouvé ces cellules-mères tellement remplies de grains d'amidon, que j'ai dû avoir recours à des colorations pour reconnaître les noyaux. Notamment lorsque les noyaux se préparent à la division, et que leur substance se différencie, comme d'ordinaire, en un grand nombre de gros granules, il n'y aurait pas moyen de reconnaître ceux-ci sans l'aide des réactifs colorants (4). Il se forme

(1) Warming, *Unters. üb. pollenbild. Phyllome und Kaulome*. Bonn, 1873.
(2) Warming, *Contributions....., loc. cit.*, p. 1, 2, pl. V.
(3) *Jahrbücher de Pringsheim*, VIII, 1872.
(4) Le plus souvent je me suis servi d'une solution de vert de méthyle dans

une plaque nucléaire, laquelle en se divisant produit les deux jeunes noyaux; ceux-ci se trouvent bientôt entourés de grains d'amidon, tandis que le milieu de la cellule est occupé par le faisceau de minces filaments connectifs dans lequel la plaque cellulaire prend naissance. En même temps, la paroi de la cellule commence à présenter un épaississement sur tout son pourtour, formant ainsi un anneau qui se trouve dans le même plan que la plaque cellulaire (fig. 6 et 7). Malheureusement les grains d'amidon, qui jusqu'alors occupaient les pôles de la cellule, se portent toujours vers la ligne médiane; cela fait qu'il est impossible de s'assurer si la plaque cellulaire persiste et si elle développe une jeune cloison de cellulose. Tout ce qu'on peut voir, c'est que l'anneau de cellulose s'avance de plus en plus dans la cellule (fig. 8). Il est impossible de décider si l'on a affaire à un accroissement libre du bord interne de l'anneau, comme le pense M. Juranyi, ou bien si ce n'est que l'épaississement, à partir de la périphérie, d'une mince membrane de cellulose formée dans la plaque cellulaire. D'ailleurs les deux choses peuvent se combiner, comme on le sait pas les recherches de M. Strasburger.

Les cellules-filles se divisent à leur tour de la manière ordinaire. La plaque cellulaire y reste visible, il n'y a plus de grains d'amidon qui gênent l'observation; à mesure que les parois de la cellule-mère s'épaississent, ces grains disparaissent. Quoiqu'il y ait une faible élévation à l'endroit où la plaque cellulaire touche la paroi de la cellule (fig. 9), il n'y a aucune raison pour ne pas admettre que la cloison divisant la cellule-fille ne soit presque entièrement formée dans la plaque cellulaire (fig. 9 et 10). Rarement les segmentations des deux cellules-filles ont lieu dans le même plan, comme dans le cas de la figure 10; le plus souvent elles se font dans des directions perpendiculaires (fig. 11, pl. 11 et fig. 5, pl. 12). Grâce au

l'alcool (Treub, *Ned. Kruidk. Archief*, t. III, p. 264); quelquefois aussi j'ai fait usage, comme M. Strasburger, d'une solution de vert de méthyle dans de l'eau contenant 1 pour 100 d'acide acétique (Strasburger, *Zellbildung und Zelltheilung*, 3e édit., Iéna, 1880, p. 141).

gonflement des parois cellulaires dans l'eau contenant 1 pour 100 d'acide acétique, j'ai pu distinguer plusieurs fois (fig. 10, pl. 11) les parties minces des cloisons séparatrices ; de pareils cas s'accordent peu avec l'opinion de M. Juranyi (1). Dans un état plus avancé, la première cloison présente un épaississement considérable (fig. 11, pl. 11).

En dernier lieu, nous avons à nous occuper de la formation de la membrane propre du grain de pollen. Pour le *Ceratozamia longifolia*, M. Juranyi s'exprime à ce sujet de la manière suivante. « Après que les segmentations de la cellule-mère spéciale sont terminées, les grains de pollen procèdent du contenu de ses cellules-filles. Leur formation, et ensuite la résorption et la disparition des cellules-mères spéciales, se fait excessivement vite ; il y a un fait, du moins, qui parle en faveur de cela, c'est que je n'ai pas réussi une seule fois à trouver des cellules-mères spéciales renfermant de jeunes grains de pollen, et cela malgré la peine et les soins que je me suis donnés » (2).

Dans mes recherches, je suis arrivé à un résultat entièrement opposé. Seulement, je dois m'exprimer avec quelque réserve au sujet de la formation des membranes propres des grains de pollen chez le *Zamia muricata*. Non pas que je ne croie pas avoir apporté assez de soin à ces études ; mais les conclusions auxquelles j'arrive diffèrent tellement de l'opinion généralement admise sur la genèse des membranes propres des grains de pollen, que j'entrevois toujours la possibilité d'une erreur de ma part. Je ne pense pas m'être trompé cependant.

D'après ce que j'ai vu dans le *Zamia muricata*, il n'y aurait pas du tout production libre d'une enveloppe de cellulose autour des corps protoplasmiques des jeunes grains de pollen. Ce qu'on nomme « membranes propres », ne seraient que les couches internes, s'épaississant petit à petit, des cloisons qui entourent les quatre cellules-filles d'une même cellule-mère de pollen. Avant d'en venir à la description de ce que j'ai observé,

(1) Je prierai le lecteur qui s'intéresse à la question de vouloir bien comparer ma fig. 10, pl. 11, aux fig. 2 et 3, pl. XXXII du mémoire de M. Juranyi.

(2) Juranyi, *loc. cit.*, p. 391.

il me faut signaler deux choses qui m'ont aidé dans ces recherches. D'abord le gonflement énergique qu'affectent la paroi et les cloisons des cellules-mères du pollen du *Zamia*, même dans la glycérine assez concentrée. M. Juranyi a déjà attiré l'attention sur ce point, pour le *Ceratozamia* (1). Ensuite, la propriété que présentent les membranes dites propres chez le *Zamia*, de se colorer par le vert de méthyle; elles prennent une teinte vert bleuâtre, et c'est surtout de cette propriété que 'ai pu tirer parti.

Peu de temps après les dernières segmentations des cellules-mères du pollen (2), j'ai vu le vert de méthyle se porter sur la mince couche interne des parois des quatre cellules-filles ; j'ai vu des couches colorées plus minces que celles de la figure 1, planche 12. Dans les figures 3 et 4 de la même planche, fortement grossies, j'ai représenté des parties de cellules-mères colorées et gonflées en même temps. La couche externe de la cellule-mère est indiquée par une ligne double ; elle est très résistante et continue longtemps à envelopper toute la tétrade. Puis vient une zone tellement transparente que ce n'est peut-être qu'un vide dû au gonflement inégal des couches successives. Ensuite on distingue une couche grisâtre, continue à l'entour des quatre cellules-filles (voy. surtout la fig. 4, pl. 12). Enfin la zone interne, autour de chaque élément de la tétrade, est distinctement colorée par le vert de méthyle. Cette couche, que je regarde comme la jeune « membrane propre » du grain de pollen, s'est détachée en quelques endroits de la couche grise, par suite du gonflement inégal.

A mesure qu'on étudie des stades plus âgés, on voit la couche grise diminuer en épaisseur (fig. 2), pour finir par disparaître tout à fait (fig. 5) (3). En même temps, les quatre enveloppes colorées sont devenues plus épaisses. Finalement, les

(1) Juranyi, *loc. cit.*, p. 390.

(2) C'est-à-dire de ce qu'on nomme généralement les « cellules-mères spéciales ».

(3) Les figures indiquent quelques détails de la résorption de la « couche grise », auxquels je ne me suis pas arrêté dans le texte.

jeunes tétrades de pollen ne sont plus entourées que par la mince couche externe (fig. 5) ; celle-ci, qui disparaîtra bientôt à son tour, représente le dernier vestige de cette partie de la paroi de la cellule-mère qui n'entre pas directement dans la composition des « membranes propres » des grains de pollen. Probablement les minces lignes noires, autour du protoplasma des cellules-filles dans le cas de la figure 10, planche 11, doivent être envisagées comme les premières traces des « membranes propres ».

Si je ne me suis pas trompé dans cette partie de mes recherches, et, je le répète, j'ai fait de mon mieux pour éviter les causes d'erreur, il est probable qu'on découvrira des faits analogues dans l'évolution d'autres grains de pollen. Seulement, c'est là un point qu'on peut beaucoup mieux étudier dans les laboratoires d'Europe que je ne suis à même de le faire ici. A tous ceux qui voudront s'occuper de cette question, je recommande surtout l'emploi de matières colorantes, notamment du vert de méthyle ; ce n'est qu'en second lieu qu'il faut attacher de l'importance aux réactifs qui causent un gonflement des parois. En tout cas, la dernière méthode ne doit jamais être employée seule, car elle conduit souvent l'observateur à des erreurs, au lieu de l'en garantir.

II

Développement de l'ovule et du sac embryonnaire dans le Ceratozamia longifolia.

Après les considérations et les recherches de Brongniart, Braun, M. van Tieghem, M. Eichler, M. Strasburger, M. Celakovsky et d'autres botanistes, les travaux de M. Warming sont venus apporter de nouveaux documents, précieux pour la connaissance de l'ovule des Cycadées et de son développement.

On verra que les faits observés par moi se rattachent directement aux travaux de mon savant ami de Copenhague.

Les plus jeunes fleurs femelles (1) étudiées par moi avaient les dimensions de celle qui est représentée, en grandeur naturelle, dans la figure 11, planche 12. Sur une coupe transversale, perpendiculaire à l'axe du cône, il y a souvent une ou deux écailles chez lesquelles la coupe a passé justement par le milieu. Le carpelle, car tel est la valeur morphologique de chaque écaille, est sessile; mais on voit que, sur ses flancs, son tissu s'étend au delà de l'insertion sur l'axe floral (fig. 7, pl. 12). Dans ces extensions latérales, les cellules les plus voisines de l'axe du cône, remplies de protoplasma, ont plus que les autres le caractère d'éléments de méristème (les parties que j'ai en vue sont indiquées par une teinte grise dans la figure). Sur de minces coupes, on ne découvre aucune différenciation interne dans ces régions essentiellement méristématiques ; les assises sous-épidermiques y sont régulières et parallèles à l'épiderme (fig. 6).

En étudiant des cônes femelles, grands comme celui de la figure 12, planche 12, on s'aperçoit que des changements de première importance ont surgi dans les carpelles. J'ai représenté dans la figure 8 de la même planche un jeune carpelle faiblement grossi, et dans la figure 9 une coupe transversale du cône, de même à un faible grossissement. Une des écailles coupées au milieu est représentée par la figure 10. Dans cette figure, on voit d'abord que l'insertion du carpelle s'est élevée en un faible pédicule, puis que sur les deux côtés les parties voisines de l'axe floral se sont étendues en sens latéral; les régions de ces parties, désignées tout à l'heure comme essentiellement méristématiques, se sont avancées vers l'axe. Ainsi, on peut dire que le carpelle a produit deux lobes latéraux. Du côté de l'axe floral, vers lequel ils s'avancent, *ces deux lobes présentent une surface plane et unie, sans la moindre excroissance*.

En examinant très attentivement une mince coupe mé-

(1) Il va sans dire que, dans ma description, écaille et carpelle, fleur femelle et cône femelle, axe floral et axe du cône, sont synonymes.

diane (1) d'une écaille arrivée à cet état, on y découvre une différenciation interne dans le tissu des lobes latéraux. En effet, on distingue dans chaque lobe un groupe de cellules entouré d'une ligne de démarcation plus ou moins nette; cette ligne, s'avançant dans l'intérieur du lobe, a la forme d'un demi-cercle ou d'un demi-ovale, fermé par l'épiderme (pl. 13, fig. 1 et 2). Il est possible que le groupe de cellules, qui se trouve délimité ainsi, tire primitivement son origine de quelques cellules sous-épidermiques; c'est là un point que je n'ai pas pu décider. On ne peut pas partout suivre la ligne de démarcation avec une parfaite sécurité, mais une étude attentive ne laisse pas de doute *sur la réalité de cette différenciation d'un groupe distinct de cellules, dans le lobe du carpelle, avant qu'aucune différenciation externe ne soit visible.*

Sur des coupes de carpelles un peu plus âgés, comme celui de la figure 5, planche 13, on remarque deux changements. D'abord, les cellules périphériques du groupe commencent à former une couche à éléments longs et étroits, autour des plus grandes cellules centrales du groupe; je nommerai ces grandes cellules centrales « cellules primordiales ». Ensuite, on s'aperçoit que l'allongement et la segmentation des éléments de l'assise (ou des assises) sous-épidermiques, vient de produire sur le lobe une légère élévation surmontant exactement le groupe en litige (fig. 4 et 5); en même temps, les autres parties du lobe, appuyées contre l'axe floral, commencent aussi à s'élever, comme on le voit dans les figures citées. L'excroissance qui surmonte le groupe interne primitif devient le *nucelle;* l'élévation environnante produit le *tégument.*

Sur des carpelles plus âgés, on trouve les nucelles agrandis (fig. 3); la disposition de leurs cellules témoigne souvent encore de leur origine sous-épidermique (2). En même temps, la

(1) Lorsque les cônes sont petits, on n'a qu'à faire des coupes transversales de tout le cône; plus tard, on coupe chaque moitié de carpelle séparément dans la moelle de sureau.

(2) Comparez la fig. 2, pl. VI de l'article de M. Warming : *Contributions*, etc., *loc. cit.*

masse de cellules pri m ordiales est devenue plu distincte; on découvre souvent, dès cette époque, au milieu de cette masse, une seule cellule plus grande que les autres (fig. 3).

En continuant à examiner des stades plus avancés, on voit le nucelle et le tégument devenir plus grands (pl. 14, fig. 3, 4, 5); dans le groupe primitif, au-dessous du nucelle, l'ensemble des cellules primordiales s'est étendu, et a commencé à se délimiter plus nettement; sa couche limite s'épaissit, c'est-à-dire qu'elle se compose d'un plus grand nombre d'assises (fig. 4). La grande cellule du milieu est plus facilement reconnaissable, sur de bonnes préparations. Cette cellule n'est autre que la *cellule-mère du sac embryonnaire;* de nombreux grains d'amidon se voient généralement dans sa partie inférieure, tandis que son gros noyau occupe le sommet (fig. 4 et 6). Plus tard on trouve, à la place de la cellule-mère du sac embryonnaire, une rangée de cellules se composant presque toujours de trois éléments superposés, séparés par des cloisons très peu ou pas du tout gonflées (fig. 5, 7, 8). Normalement c'est la cellule inférieure de la rangée qui devient le sac embryonnaire, comme cela se voit dans presque toutes les Angiospermes (1) et aussi dans les autres Gymnospermes, à en juger par les plantes étudiées par M. Strasburger; les deux autres cellules sont refoulées et finissent par disparaître (pl. 15, fig. 1, 2). Les cellules primordiales voisines du sac embryonnaire sont repoussées à mesure qu'il s'accroît; ce qu'il y a de remarquable, c'est que les parois, tant du sac embryonnaire que des cellules qui l'entourent, deviennent tellement transparentes que les corps protoplasmiques, notamment celui du sac embryonnaire, font l'effet de flotter librement au sein de la masse des cellules primordiales (fig. 2, 3).

(1) Rarement c'est la cellule supérieure qui se développe en sac embryonnaire. M. Ward l'a vu dans le *Pyrethrum balsaminatum* (*Journ. Linn. Soc. Bot.*, t. XVII, p. 532), M. Mellink et moi dans l'*Agraphis patula* (*Arch. Néerl.*, t. XV); par erreur il se trouve « synergide » au lieu d' « anticline » dans notre description de l'*Agraphis*.

M. Warming a décrit quelque chose d'analogue (1); le même fait a été signalé d'ailleurs, pour plusieurs Conifères, par M. Strasburger (2).

Dans les figures 1, 2, 3 et 5 de la planche 14, j'ai représenté, à un grossissement très faible, des lobes de carpelle d'âges différents, en coupe longitudinale. Au centre de la masse de cellules primordiales, on distingue aisément dans la figure 5 la cellule-mère du sac embryonnaire, segmentée en trois articles. Les cellules primordiales constituent ensemble une masse très nettement limitée au dehors (fig. 3, pl. 15). La couche « enveloppe », à éléments étroits, reste bien visible; elle correspond encore à l'insertion du nucelle (fig. 3 et 4). Quant au nucelle lui-même, il commence à s'élever en pointe, sans réussir toutefois à dépasser le tégument (fig. 3 et 6).

Chaque lobe de carpelle constitue un « ovule » de Cycadée. Il y a trois points sur lesquels il faut fixer l'attention, pendant l'accroissement ultérieur des ovules (3). D'abord il se forme un tissu intermédiaire entre la couche dite enveloppe et la limite du groupe de cellules primordiales; ce tissu présente bientôt un épaississement considérable (fig. 3 et 6, pl. 15). En second lieu, on voit commencer, à l'intérieur du sommet pointu du nucelle, la résorption des cellules donnant lieu à la formation de la « chambre pollinique » (fig. 6). Enfin le sac embryonnaire s'étend toujours plus, de façon à faire disparaître presque toutes les cellules primordiales (fig. 4 et 6). Dans les cas comme celui de la figure 6, on trouve la membrane du sac embryonnaire, contrairement à ce qu'elle était auparavant, devenue très épaisse. Il n'y a plus alors, au dehors de cette membrane, qu'une ou deux assises de cellules primordiales, plus ou moins aplaties. Un peu plus tard, les

(1) Warming, *Contrib.*, etc., p. 2 du résumé français.

(2) Strasburger, *Angiospermen und Gymnospermen*, Iéna, 1879, p. 112, 114, 115.

(3) Je ne m'arrête ni aux échancrures du tégument (voy. Warming, *Recherches et remarques sur les Cycadées*, p. 2, et Strasburger, *loc. cit.*, p. 134), ni aux changements dans la constitution des tissus de l'ovule (voy. surtout Oudemans, *Archives Néerl.*, t. II, et Miquel, *Arch. Néerl.*, t. III).

cellules d'endosperme s'individualisent autour des multiples noyaux répandus dans le protoplasma du sac.

Mes recherches s'arrêtent là, pour le moment. J'espère pouvoir consacrer la troisième partie de ce travail à l'endosperme, aux archégones et à l'embryogénie du *Cycas circinalis*.

Je dois ajouter quelques mots sur la résorption des cellules primordiales. Même avant que le sac embryonnaire n'ait pris naissance, on trouve quelques-unes de ces cellules en train de se résorber (fig. 7, pl. 15), tout à fait comme cela a été décrit plus haut pour les cellules-mères primordiales du pollen (comparez la figure 7 de la planche 15 aux figures 4 et 5 de la planche 11). Ainsi, la résorption des cellules-sœurs du sac embryonnaire chez presque toutes (1) les Phanérogames, ne paraît être qu'une modification d'un fait plus généralement répandu. Si la limite de la masse des cellules primordiales devient plus distincte à mesure que le sac embryonnaire grandit, cela ne tient qu'à l'aplatissement des cellules primordiales périphériques (fig. 8, pl. 15). C'est là encore un point d'analogie avec le contenu du sac pollinique; je prie le lecteur de vouloir bien comparer cette figure 8 de la planche 15 à la figure 3 de la planche 14.

III

Conclusion

Dans l'exposé que je viens de donner, j'ai eu soin de me servir de termes neutres, n'impliquant aucune comparaison avec ce qui est connu pour d'autres groupes. En résumant ci-dessous les conclusions auxquelles j'arrive, j'agirai différemment. Et si j'emploie cette fois des termes à signification bien précisée, ne laissant pas de doute sur leur valeur, c'est que les résultats obtenus m'y autorisent, ce me semble.

(1) Dans le *Tulipa Gessneriana* et le *Lilium bulbiferum*, nous avons vu, M. Mellink et moi, une grande cellule sous-épidermique devenir elle-même le sac embryonnaire (M. Treub et Mellink, *Notice sur le dével. du sac embryonnaire dans quelques Angiospermes, Arch. Néerl.*, t. XV).

Chaque écaille du cône femelle, dans le Ceratozamia longifolia, *porte deux lobes sporangifères, qui donnent naissance chacun à un macrosporange.*

On distingue le macrosporange à l'intérieur du lobe, avant qu'aucune différenciation ne soit visible à l'extérieur.

Dans chaque macrosporange, on reconnaît plus tard les trois parties suivantes : les « cellules reproductrices » (« cellules primordiales » dans ma description) *à l'intérieur, une couche pariétale externe, et une couche pariétale interne de plusieurs assises* (1).

L'ensemble des cellules-mères primordiales des macrospores (« cellules primordiales » ou « cellules reproductrices ») présente les particularités suivantes. D'abord, *il n'y a qu'une cellule-mère de macrospore,* dans le *Ceratozamia,* se signalant comme telle; peut-être y en a-t-il plus d'une dans d'autres Cycadées. Il se peut que par leurs dernières segmentations les cellules primordiales engendrent toutes, en effet, des « cellules-mères de spores »; mais celles-ci ayant perdu la faculté d'engendrer des spores, il n'est pas possible d'en juger.

Ensuite, *la cellule-mère de macrospore ne se divise plus, comme dans les Cryptogames; elle produit l'unique macrospore de la même manière que se forme le sac embryonnaire en général.*

Peu de temps *après* que l'ébauche du macrosporange a pris naissance à l'intérieur du lobe sporangifère, celui-ci forme, sur son sommet tourné vers l'axe du cône, deux productions nouvelles : le nucelle et le tégument. Le nucelle tire son origine d'une ou de deux assises sous-épidermiques du sporange. Peut-être vaudrait-il mieux dire de ces assises, qu'elles sont situées au-dessus du sporange. Le tégument s'élève sur le lobe tout autour du nucelle.

Ce qui précède n'est qu'un simple compte rendu des faits

(1) J'emploie à dessein les termes dont M. Warming s'est servi, en parlant du sporange des Marattiacées (E. Warming, *De l'ovule*, p. 42 du tirage à part, *Ann. sc. nat.*, 6e série, Bot., t. V, 1878).

observés. Ces faits peuvent donner lieu à quelques considérations générales, en partie de nature hypothétique.

Admettons que le *Ceratozamia longifolia*, pour ce qui nous concerne ici, peut servir de type pour les Cycadées en général, ce qui est presque certain si l'on considère les recherches de M. Warming. Alors le macrosporange des Cycadées, développé à l'intérieur du lobe sporangifère, est parfaitement homologue à un sporange d'*Ophioglossum*. *Le nucelle et le tégument seraient des créations nouvelles, dont on ne trouve pas d'homologues dans les Cryptogames*.

Chez les Cycadées, ni le nucelle, ni l'ovule entier ne représentent un sporange (1). Tout au plus les lobes sporangifères seraient-ils comparables au « mamelon ovulaire » des Angiospermes. Je ne puis pas partager l'opinion de M. Warming et de M. Strasburger, d'après laquelle les Cycadées auraient un nucelle « enfoncé » dans le lobe du carpelle (2), de sorte que ce que j'ai nommé nucelle n'en serait en réalité que la « partie supérieure libre ». D'abord, cette manière de voir ne s'accorde pas du tout avec les faits tels que je viens de les décrire ; mais en outre je ne puis pas non plus l'adopter comme interprétation théorique de ces faits. Ces botanistes distingués ne considèrent le nucelle ou l'ovule des Cycadées comme homologues d'un sporange, que parce qu'ils attribuent cette valeur morphologique en général, mais notamment chez les Angiospermes, l'un (M. Warming) au nucelle, l'autre (M. Strasburger) à l'ovule. On a voulu faire rentrer les Cycadées et les autres Gymnospermes dans le cadre tracé théoriquement pour les Angiospermes, ou si l'on veut pour les Phanérogames en général. Or il se trouve que les Cycadées ne rentrent que forcément dans ce cadre.

(1) On se rappelle que M. Warming considère le nucelle comme homologue d'un sporange (*De l'ovule, loc. cit.*), tandis que M. Strasburger (*Angiospermen und Gymnospermen*) assigne cette valeur à l'ovule entier.

(2) Warming, *loc. cit.*, p. 24, 49, 79, du tirage à part ; voy. aussi : *Recherches et remarques sur les Cycadées*, p. 2, 9, du résumé, et Strasburger, *loc. cit.*, p. 134.

Puisque tout le monde est d'avis que les Cycadées sont les plus anciennes Phanérogames, c'est-à-dire celles qui se rapprochent le plus des Cryptogames, il serait plus naturel d'expliquer l'ovule des Angiospermes par ce qui s'observe nettement dans les Cycadées, que de procéder en sens inverse.

D'ailleurs il n'est pas nécessaire de comparer l'ovule au sporange libre. Après avoir suivi l'évolution de « l'ovule » du *Ceratozamia*, je crois même la déduction plus facile en prenant pour point de départ du raisonnement le sporange produit *dans* la feuille, comme chez l'*Ophioglossum* (1). Il est évident qu'il ne pourrait être question alors d'homologie entre le tégument et l'indusie (2). L'homologie entre le sporange d'*Ophioglossum* et le macrosporange de *Ceratozamia* n'étant pas douteuse, il s'agirait de se représenter le passage d'un lobe sporangifère, portant nucelle et tégument, comme celui des Cycadées, à l'ovule des Angiospermes. Il se pourrait que petit à petit la formation du nucelle et du tégument eût devancé la production du macrosporange ; en même temps, les cellules-mères des macrospores auraient dû monter dans le nucelle ; de la sorte, le lobe sporangifère eût été réduit au mamelon ovulaire des Angiospermes, tandis que l'unique cellule-mère de macrospore aurait fini par prendre naissance dans l'assise sous-épidermique du nucelle.

En prenant cette supposition pour ce qu'elle vaut, il ne faut surtout pas perdre de vue qu'il est peu probable qu'on puisse considérer les Gymnospermes actuelles comme reliant directement les Angiospermes aux Cryptogames vasculaires. D'autre part, il faut avouer que les phases transitoires, admises tout à l'heure au point de vue hypothétique, existent en partie dans

(1) Ce n'est qu'en sens métaphorique, qu'on peut dire du sporange d'*Ophioglossum*, comme le fait M. Warming, qu'il est « enfoncé » dans la feuille. M. Warming a comparé, à plusieurs reprises le sporange d'*Ophioglossum* à l'ovule des Cycadées ; M. Celakowsky a fait la même chose (*Pringsh. Jahrb.* XI, p. 156). Ce qu'il y a de remarquable, c'est que M. Celakovsky a été porté, dans le même mémoire (*Terat. Beitr. z. morphol. Deut. d. Staubgef.*) à comparer l'anthère des Angiospermes à la feuille sporigène des Ophioglossées.

(2) Voy. aussi Strasburger, *loc. cit.*, p. 35.

les Conifères et les Gnétacées, comme on le sait par les belles recherches de M. Strasburger. Ainsi, quant au développement de l'ovule, les Abiétinées se rapprochent beaucoup des Cycadées, tout en se rattachant aux Gnétacées par l'intermédiaire du *Thuja occidentalis*, du *Taxus buccata*, et du *Ginkgo biloba* (je ne cite que des plantes étudiées par M. Strasburger). Le développement du sac embryonnaire se fait dans les Gnétacées à peu près comme dans les Angiospermes.

J'ajouterai encore qu'il n'est pas douteux que M. Strasburger n'ait aperçu le groupe des cellules-mères primordiales des macrospores dans plusieurs Conifères, mais toutefois sans lui assigner cette valeur morphologique (1).

Si j'ai osé m'avancer dans quelques spéculations à propos de mes recherches sur le *Ceratozamia longifolia*, j'ai suivi du moins la règle, admise en Morphologie, de ne prendre pour point de départ de toute comparaison que des cas nets, simples et bien démontrés. D'ailleurs je ne prends moi-même ces spéculations que pour ce qu'elles sont. De nouvelles recherches peuvent démontrer des rapports manifestes entre l'ovule des Angiospermes et le sporange libre de la majorité des Cryptogames. Quant aux Cycadées, le *Ceratozamia longifolia* étant pris pour type, ma manière de voir restera, je crois, probablement longtemps la plus simple et la plus naturelle.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE 9.

Zamia muricata.

Fig. 1. Jeune écaille pollinifère (étamine vue d'en bas). Grossissement faible.
Fig. 2-3. Coupes longitudinales de jeunes réceptacles. Gross. 240 diam.
Fig. 4-5. Coupes transversales, faiblement grossies, d'étamines, prises à la hauteur des réceptacles.
Fig. 6. Étamine plus âgée, très peu grossie, vue d'en bas.
Fig. 7. Coupe longitudinale d'un réceptacle, dans lequel la formation des sacs polliniques commence. Gross. 240 diam.

(1) *Loc. cit.*, p. 110, 112, 114, 115.

Fig. 8. Coupe longitudinale d'un réceptacle un peu plus âgé que celui de la figure précédente. Gross. 280 diam.

Fig. 9. Dessous d'un lobe d'étamine, avec trois réceptacles. Grossissement faible.

PLANCHE 10.

Zamia muricata.

Fig. 1. Coupe longitudinale d'une moitié de réceptacle, avec le sac pollinique qui y prend naissance. Gross. 280 diam.

Fig. 2-3. Comme la figure précédente. Gross. 320 diam. Dans la figure 3 le protoplasma n'est dessiné que dans les cellules primordiales. Les noyaux des cellules périphériques, qui surmontent ce groupe, sont indiqués par des ronds.

Fig. 4. Coupe longitudinale médiane d'un jeune sac pollinique. Signification des cellules à protoplasma et des cellules à ronds comme dans la figure 3. Gross. 280 diam.

Fig. 5. Partie d'une coupe longitudinale d'un jeune réceptacle, montrant la limite du groupe de cellules primordiales (dont les noyaux sont indiqués par des ronds). Gross. 490 diam.

PLANCHE 11.

Zamia muricata.

Fig. 1. Partie d'une coupe longitudinale médiane d'un jeune sac pollinique. Le protoplasma n'est dessiné que dans les cellules primordiales. Gross. 280 diam.

Fig. 2. Coupe longitudinale médiane d'un sac pollinique plus âgé. Gross. 110 diam.

Fig. 3. Partie d'une coupe longitudinale d'un sac pollinique, montrant les cellules de la « couche limite ». Gross. 280 diam.

Fig. 4-5. Cellules-mères primordiales dont deux (fig. 4) et une (fig. 5) sont en voie de résorption. Gross. 700.

Fig. 6-10. Sections optiques médianes de cellules-mères de pollen, d'âges différents (voy. le texte). Gross. 880 diam.

Fig. 11. Section optique médiane d'une jeune tétrade pollinique. Gross. 700 diam.

PLANCHE 12.

Zamia muricata.

Fig. 1-5. Parties de sections optiques médianes de jeunes tétrades polliniques, traitées avec des solutions de vert de méthyle. Gross. de 1160, 880, 1500 et 880 diam.

Ceratozamia longifolia.

Fig. 6. Partie d'un jeune carpelle en coupe longitudinale. Gross. 280 diam.

Fig. 7. Partie d'une coupe transversale à travers un jeune cône femelle. Gross. 38 diam.

Fig. 8. Jeune carpelle. Gross. environ 6 diam.

Fig. 9. Coupe transversale d'un jeune cône femelle. Gross. environ 4 diam.

Fig. 10. Coupe médiane d'un jeune carpelle inséré sur l'axe du cône. Gross. 38 diam.

Fig. 11-12. Jeunes cônes femelles. Grandeur naturelle.

PLANCHE 13.

Ceratozamia longifolia.

Fig. 1, 2, 4, 5. Parties de coupes médianes longitudinales de lobes sporangifères. Gross. 280 diam.

Fig. 3. Partie d'une coupe médiane longitudinale d'« ovule ». Les cellules primordiales marquées par des ronds; il n'y a que la cellule-mère du sac embryonnaire où le protoplasma soit dessiné. Gross. 400 diam.

PLANCHE 14.

Ceratozamia longifolia.

Fig. 1, 2, 3, 5. Coupe médiane de jeunes ovules. Gross. 38 diam.

Fig. 4. Partie d'une coupe longitudinale médiane d'un jeune ovule. Le protoplasma et les noyaux sont indiqués dans le groupe de cellules primordiales. Au milieu de ce groupe, on voit la cellule-mère du sac embryonnaire. Gross. 190 diam.

Fig. 6. Cellule-mère du sac embryonnaire, entourée de cellules primordiales. Gross. 400 diam.

Fig. 7-8. Cellules-mères de sacs embryonnaires, segmentées en trois cellules-filles, entourées de cellules primordiales. Gross. 400 diam.

PLANCHE 15.

Ceratozamia longifolia.

Fig. 1-2. Jeunes sacs embryonnaires avec leurs cellules-sœurs, entourées de cellules primordiales. Gross. 400 diam.

Fig 3. Coupe médiane longitudinale d'un ovule; le contenu des cellules primordiales est indiqué. Gross. 66 diam.

Fig. 4. Partie d'une coupe longitudinale médiane d'un ovule; cellules primordiales indiquées comme dans les figures précédentes. Gross. 66 diam.

Fig. 5-6. Coupes médianes longitudinales d'ovules. Gross. 14 diam.

Fig. 7-8. Partie du groupe de cellules primordiales (voy. le texte). Gross. 700 diam.

DE

LA CAUSE DU MOUVEMENT DE L'EAU

ET

DE LA FAIBLE PRESSION DE L'AIR DANS LES PLANTES

Par M. BŒHM (1).

INTRODUCTION

Parmi les différents problèmes de la physiologie végétale, celui de la cause de l'ascension de l'eau dans la tige des plantes est bien un des plus anciens. Aucune question de cette science n'a donné lieu à des réponses plus discordantes ; on n'a pu se mettre d'accord jusqu'à ce jour ni sur les éléments qui conduisent la sève ascendante, ni sur les forces qui font monter ce liquide de l'extrémité des racines jusque dans les feuilles.

Une simple section annulaire dans l'écorce suffisait pour démontrer d'une manière absolument certaine que l'eau se meut dans le corps ligneux. L'ancienne opinion que les vaisseaux du bois conduisent ce liquide dut être abandonnée, quand on se fut assuré ou plutôt quand on crut s'être assuré que ces vaisseaux sont remplis d'air. A l'ancienne force capillaire on substitua l'osmose ; on croirait à peine à tous les effets qu'on attribua dès lors à cette force, et qu'on lui attribue encore, en s'appuyant pour cela presque uniquement sur des expériences faites à l'aide de membranes animales et autres. On pouvait à la rigueur admettre, quoique les preuves directes

(1) *Ueber die Ursache der Wasserbewegung und der geringen Luftension in transpirirenden Pflanzen* (*Botanische Zeitung*, décembre 1881).

Ce mémoire a été publié évidemment pour servir de réponse à la manière, un peu dédaigneuse pour les vues de l'auteur, dont ce sujet a été traité dans le livre récemment publié de M. Pfeffer : *Pflanzenphysiologie*. Il constitue en substance un résumé complet des recherches de l'auteur et de sa théorie. Nous le traduisons complètement, sauf quelques paragraphes qui nous semblent avoir un caractère trop personnel. (*Note de la Rédaction.*)

fissent défaut, que la force osmotique est la cause du mouvement de l'eau dans les tissus cellulaires gorgés de sève, mais on ne s'est pas arrêté là; on crut y reconnaître également cette force foulante (*vis a tergo*) qui chasse le liquide depuis les racines jusque dans la couronne des arbres les plus élevés, quoiqu'il fût reconnu que la quantité d'eau puisée dans le sol par la plante est déterminée par celle, très variable, que les feuilles transpirent et que les mouvements de liquides causés par des différences de concentration sont extrêmement lents.

Cependant, on fut bientôt frappé de cette circonstance qu'il n'existe relativement qu'un petit nombre de végétaux qui pleurent, et que même ceux-ci, quand les feuilles sont développées, non seulement ne laissent plus écouler d'eau par la section de la tige, mais en absorbent au contraire; on dut donc également abandonner cette hypothèse. Il est vrai que quelques auteurs cherchaient encore à la maintenir, en l'appliquant seulement aux végétaux de petite taille, sans indiquer le moins du monde la raison de l'exception faite en faveur de cette catégorie de plantes.

Renonçant donc à la capillarité et à l'osmose, on s'empara avec enthousiasme d'une nouvelle hypothèse émise par un physicien éminent qui malheureusement ignorait la structure anatomique du bois; d'après cette hypothèse, l'eau monterait dans le bois comme elle le fait dans un cylindre de craie, de plâtre, d'argile cuite, etc. On comprend difficilement comment les physiologistes les plus distingués ont pu adopter ces idées et les proclamer comme un dogme sans les soumettre à aucun examen critique. Ils soutiennent en effet « que l'ascension de la sève est la conséquence du pouvoir d'imbibition des parois lignifiées des éléments du bois, et qu'elle s'opère uniquement entre les molécules solides de ces parois cellulaires ». Les objections que j'élevai alors passèrent inaperçues, et les explications que j'opposai à la doctrine universellement répandue demeurèrent ignorées, à quelques rares exceptions près (1).

(1) *Ueber die Ursache des Saftsteigens in den Pflanzen* (*Sitzungsberichte der Wiener Akad. der Wiss.*, 1863, t. XLVIII.) — *Wird das Saftsteigen in den*

Les faits qui m'ont conduit à une opinion très différente de celle-ci, sont les suivants :

1° Le bois renferme tant d'eau, qu'il est impossible que tout ce liquide soit contenu dans les parois cellulaires.

2° Si, dans du bois injecté d'eau l'on taille horizontalement, parallèlement aux rayons médullaires ou parallèlement à la surface du tronc, des cylindres d'à peine un centimètre de longueur, qu'on les mastique avec de la cire à cacheter dans des tubes de verre afin d'obturer les vaisseaux, et qu'on essaye de presser de l'eau à travers ces cylindres, on échoue complètement, même en employant une pression de plusieurs atmosphères. On arrive au même résultat négatif en se servant de vieux rameaux dont les vaisseaux sont remplis de thylles ou d'une substance gommeuse. C'est un non-sens d'admettre que les enveloppes aqueuses des molécules de la paroi cellulaire se meuvent très facilement dans le sens des fibres, tandis qu'elles ne se déplacent que très difficilement dans la direction perpendiculaire.

3° Des plants de Saule, obtenus de boutures dans des vases appropriés, ont quelquefois élevé le mercure à plus de 60^{mm} de hauteur. Sachant qu'il n'y a pas dans ce cas de poussée des racines appréciable, on ne saurait attribuer ce phénomène à l'osmose.

4° Quand on fait, dans n'importe quelle saison, des coupes longitudinales épaisses dans des bois d'Érable, de Marronnier, de Saule, de Lilas, de Tilleul, etc., et qu'on les observe au microscope dans une goutte d'eau ordinaire ou d'eau chargée d'acide carbonique, on voit que les bulles d'air emprisonnées dans les vaisseaux se contractent beaucoup, preuve de la très faible tension du gaz au moment de l'immersion des coupes dans l'eau ; la membrane cellulaire est, en effet, très perméable à l'eau, tandis qu'elle est imperméable à l'air.

Pflanzen durch Diffusion, Capillarität oder durch den Luftdurk bewirkt? (*Ibid.*, 1864, t. L). — *Les causes de l'ascension de la sève* (Ann. des scienc. nat., 6e série, Bot., t. VI, p. 223, 1878).

Ma théorie a trouvé un appui extraordinaire dans la faible pression de l'air découverte par M. von Hœhnel (1) et démontrée par une expérience d'une simplicité extrême. Lorsqu'on coupe un rameau vivant sous le mercure, celui-ci monte dans les vaisseaux à une hauteur considérable ; mais en même temps que cet essai prouve la faible tension des gaz des vaisseaux, il semble indiquer que les vaisseaux ne présentent aucun autre contenu. Il y a cependant quelques années que j'ai prouvé (2) qu'en hiver les vaisseaux d'un grand nombre de plantes ligneuses sont en grande partie remplis d'eau, et M. von Hœhnel fut fort étonné quand je lui démontrai (en octobre 1878) qu'en pressant de l'air dans des rameaux feuillés assez longs d'Érable et de Tilleul, on voit sortir de la sève des vaisseaux, et que l'imperméabilité des rameaux trop longs est due à des chapelets de Jamin. Ces faits, très importants pour l'étude du mouvement de l'eau, je les ai traités avec tous les détails qu'ils comportent et les conséquences qu'on doit en tirer dans un mémoire spécial (3).

J'osais donc espérer que la théorie absurde de l'imbibition était ainsi à jamais supprimée et remplacée par la théorie que je venais de développer, savoir, que l'eau se transportait en grande partie dans les vaisseaux et dans les faisceaux de trachéides perforées des Conifères, et que son mouvement était provoqué par la pression atmosphérique. Je viens de voir dans le premier volume de la *Physiologie des plantes* de M. Pfeffer que je me suis abusé à ce sujet.

(1) *Ueber den negativen Luftdruck in den Gefässen der Pflanzen*, (Haberlandt, Wiss. prakt. Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues., t. II, 1877).

(2) *Ueber die Wasserbewegung in transpirirenden Pflanzen* (Landwirth. Versuchs-Stat., 1877, t. XX, p. 357-389)). — *Beiträge zur Kenntniss der Luft- und Saftbewegung in der Pflanze* (Jahrb. für. Bot., 1877, t. XII, p. 120). Déjà dans mon discours inaugural du 12 octobre 1878, je disais : les vaisseaux des plantes ne fonctionnent pas, ou du moins pas en première ligne, comme organes respiratoires, mais comme réservoirs d'eau; ce n'est que lorsque les racines n'en procurent pas en assez grande quantité à la plante que les vaisseaux se vident.

(3) *Ueber die Function der vegetabilischen Gefässe* (Bot. Zeit., 1879, n° 15 et 16).

D'après M. Pfeffer, le mouvement de l'eau ne dépend que de deux facteurs, l'imbibition et l'osmose (1). Cet auteur écrit (2):

« Il est certain, dans tous les cas, que c'est grâce uniquement à la grande conductibilité pour l'eau de la paroi cellulaire lignifiée que la plante terrestre garnie de feuilles reçoit la quantité d'eau qui lui est nécessaire ; cette eau est confinée à l'intérieur du tronc dans des voies très étroites et sans lesquelles la plante se flétrirait inévitablement et périrait.

» Dans le corps ligneux même, l'eau doit se mouvoir essentiellement dans les parois cellulaires, puisque ce transport s'effectue également dans le bois chez des plantes qui, comme les Conifères, ne présentent guère dans cette partie de la tige que des trachéides remplies d'air et formant un tissu continu. »

Pour démontrer la grande conductibilité de la paroi cellulaire lignifiée pour l'eau, l'auteur se borne à la seule expérience suivante, décrite pour la première fois (du moins dans son essence) par Hartig (3) : « Lorsqu'on dépose une goutte d'eau sur la section transversale d'un cylindre de bois maintenu dans une position verticale, ce liquide est immédiatement absorbé, et bientôt une goutte d'eau apparaît à la section inférieure, même quand le cylindre a un mètre de long. Quand on retourne ensuite celui-ci, le phénomène se répète (4). »

J'ai prouvé, dans mon mémoire sur les fonctions des vaisseaux, que dans toutes les saisons de l'année, même quand la

(1) *Pflanzenphysiologie*, p. 121.

(2) *Loc. cit.*, p. 127.

(3) *Bot. Zeit.*, 1853, p. 312..

(4) *Loc. cit.*, p. 127. — J'ai montré, dans mon travail sur les fonctions des vaisseaux, qu'il n'existe pas de meilleure expérience que celle-ci pour prouver qu'il existe dans les vaisseaux ligneux des colonnes d'eau continues assez longues. Même des rameaux très courts perdent la faculté de conduire l'eau sous une faible pression, quand on a eu soin d'injecter les vaisseaux avec du mercure (ce qui ne réussit pas ou seulement sous une très forte pression quand les vaisseaux sont très fins), ou quand les extrémités des vaisseaux se sont remplies d'air. Une bouture fraîche de Saule augmente considérablement de poids lorsqu'on la

transpiration est extrêmement active, les cavités du bois sont en grande partie remplies de sève. Ce fait, facile à contrôler, est d'une importance capitale dans la question qui nous occupe. Il est donc aussi impossible de soutenir que l'eau se meut exclusivement dans les parois cellulaires, qu'il serait insensé de prétendre que le sang des animaux coule dans l'épaisseur des parois des vaisseaux et non dans leur cavité.

M. Pfeffer, non seulement ignore ce fait, mais il ne prend aucun souci de mon mémoire.

§ 1.

EXPOSÉ DE LA THÉORIE SUR LA CAUSE DE L'ASCENSION DE LA SÈVE A LA SUITE DE LA TRANSPIRATION.

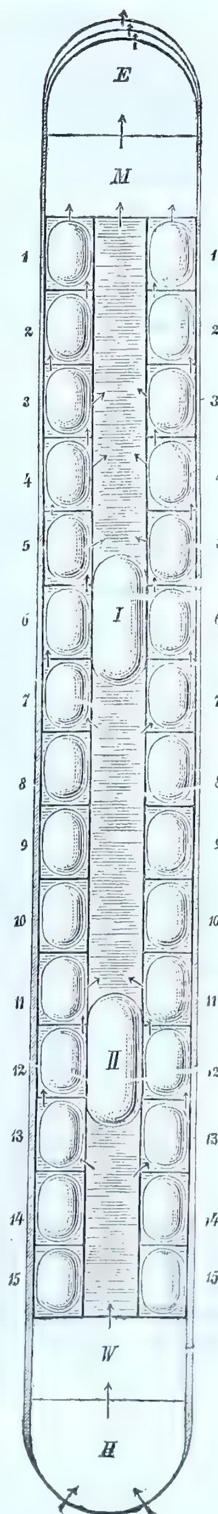
Le mécanisme du transport de l'eau dans le corps végétal composé de cellules fermées et de vaisseaux capillaires remplis en partie d'eau, en partie de gaz, est en somme fort simple. Supposons, ainsi que le montre la figure ci-contre, un vaisseau terminé à ses deux extrémités par des cellules remplies de sève et revêtu latéralement par 15 trachéides dont chacune renferme de l'eau et de l'air; admettons que la colonne d'eau du

plonge par une de ses extrémités dans l'eau immédiatement après l'avoir détachée de l'arbre. Quand on l'abandonne préalablement pendant quelque temps dans l'air, elle ne le fait plus, même si l'on a soin de rafraîchir les sections.

L'expérience rapportée par M. Pfeffer réussit également bien avec des fragments plus ou moins longs de bois de Conifères, preuve que dans ces végétaux il existe des faisceaux de trachéides communiquant entre elles et remplies d'eau sur une certaine longueur. (Sachs, *Die Porosität des Holzes*, 1877. — Bœhm, *Bot. Zeit.*, 1880, p. 36.)

Le bois des trois derniers anneaux d'un Sapin de soixante ans, abattu le 17 août 1880, renfermait 68,4 d'eau pour 100 de bois, desséché à 98°, quantité qui n'aurait certainement pas trouvé place dans les parois cellulaires. C'est précisément l'ignorance où l'on se trouvait de la structure anatomique du bois des Conifères, qui permit à la théorie de l'imbibition de se répandre ainsi qu'elle l'a fait. Considérant les conséquences insensées auxquelles on arrivait en admettant que le bois des Conifères est uniquement composé d'un labyrinthe de canaux capillaires, et me basant sur des essais d'injection, j'ai déjà soutenu, avant Hartig, que les cellules des Conifères, tant qu'elles conduisent la sève, doivent être des vésicules fermées. Il est vrai qu'à cette époque j'ignorais que les vaisseaux eux-mêmes conduisent la sève.

vaisseau est interrompue par deux bulles d'air I et II situées exactement au niveau des trachéides 6 et 12 et à la même pression que l'air des trachéides. Ce système très simple, entouré d'une gaine qui empêche la transpiration sur les côtés, plonge par sa partie inférieure H dans l'eau et par sa partie supérieure E dans l'air sec. Par suite de la transpiration à la surface de la cellule E, l'eau passe de la cellule M dans la cellule E; la première en emprunte à son tour au vaisseau et aux trachéides contiguës; le mouvement s'opère dans la direction indiquée par les flèches. Si la membrane transpiratrice de la cellule E était très délicate, elle s'affaisserait à mesure que l'eau abandonne la cavité de la cellule; mais cet accident est prévenu d'une manière quelconque, et ces cellules, après avoir perdu une certaine quantité d'eau, se comportent vis-à-vis de leurs voisines comme des pompes aspirantes.



Dans notre figure, la cellule M, représentant l'une des cellules du mésophylle, étend son action aspirante à la fois aux cellules 1 et au vaisseau; de l'eau étant enlevée à ces éléments, les bulles d'air I et II diminuent de pression; comme la colonne d'eau interrompue par des bulles d'air ne peut se mouvoir tout entière dans le vaisseau, le segment situé au-dessus de la bulle I devient également une pompe aspirante et entraîne les divers mouvements d'eau indiqués par les flèches. Il est évident que le liquide suivra les routes qui lui opposeront le moins de résistance, c'est-à-dire qui lui offriront le moins de ponctuations à traverser; les cellules 5 emprunteront donc de l'eau aux cellules 6, les cellules 6 aux cellules 7, mais celles-ci surtout au vaisseau qui est alimenté

lui-même par les cellules 11. Ce jeu se continue de la même manière jusqu'aux poils radicaux H qui absorbent l'eau du sol, ou plus rarement (et même pas toujours dans les plantes « à pleurs ») jusqu'à l'endroit alimenté par la poussée des racines, c'est-à-dire par l'endosmose.

La succion se transmet de cellule à cellule d'un bout de la plante à l'autre avec une assez grande rapidité, de sorte que les feuilles ayant perdu une certaine quantité d'eau par transpiration, les racines en absorbent bientôt une quantité égale. La transmission de cette force doit s'opérer d'autant plus vite, toutes choses égales d'ailleurs, qu'il y a moins de membranes cellulaires à traverser, ou, en d'autres termes, qu'il y a moins de bulles d'air dans les vaisseaux; ces bulles peuvent être plus écartées dans les vaisseaux fins que dans les gros, le maximum de leur écartement étant déterminé par la hauteur à laquelle l'eau monte dans les vaisseaux capillaires. Un vaisseau rempli de cette manière d'un chapelet de bulles d'air et d'index d'eau ne laissera pas couler de liquide, quelle que soit sa longueur (1).

Les fervents adeptes de la théorie de l'imbibition vont jusqu'à croire que l'eau ne se déplace que dans l'épaisseur des parois cellulaires, même dans les tissus dont les cellules sont complètement remplies de liquide, tels que le parenchyme ligneux, les feuilles et les poils. Il n'est pas possible d'engager une discussion scientifique avec ces fanatiques. Il n'en est pas de même de ceux qui attribuent le mouvement de l'eau dans ce cas spécial, surtout dans les racines et dans les feuilles, à la force osmotique; mais, en soumettant cette hypothèse à un

(1) Il en est de même quand il s'agit d'un chapelet de cellules superposées et remplies, lorsque la résistance à la filtration des parois transversales ne peut être vaincue par le liquide contenu dans chacune des cellules. Lorsque celles-ci, au lieu de ne contenir que de l'eau, renferment en outre une bulle d'air (c'est le cas des trachéides conductrices), il ne saurait être question d'une filtration occasionnée par le poids de l'eau intracellulaire. L'hypothèse de l'imbibition exige au contraire que l'eau contenue dans les parois lignifiées se meuve avec une facilité absolue, mais qu'elle soit en même temps impondérable.

examen critique, on voit facilement que non seulement elle n'explique pas les faits, mais qu'elle les contredit.

Le seul critérium certain indiquant l'intervention de forces osmotiques dans des cellules adultes, c'est l'agrandissement de la cavité ou l'explosion de ces cellules lorsque celles-ci reçoivent une grande quantité d'eau, ou enfin l'écoulement d'une certaine quantité de sève (pleurs). Or, dans la plupart des plantes, on ne réussit pas à démontrer l'existence de la poussée des racines, et l'excrétion d'eau par certains organes dans une enceinte saturée est occasionnée par des phénomènes d'oxydation, c'est-à-dire par la chaleur.

Les quantités d'eau évaporées par une plante saine pendant des espaces de temps successifs et très courts, la température et l'humidité du sol étant constantes, dépendent en première ligne de l'état hygrométrique de l'air et de l'intensité de l'éclairage. Il est reconnu, d'un autre côté, que l'apport de l'eau du sol dans les racines, du tronc dans les feuilles ou plus exactement des nervures des feuilles dans leur parenchyme, se règle uniquement sur l'intensité de la transpiration. Les forces osmotiques peuvent d'autant moins expliquer ces faits qu'elles n'agissent que très lentement et que, dans le cas présent, il est même absolument impossible de les mettre en évidence.

En examinant consciencieusement la figure ci-dessus, on ne peut plus douter que le déplacement de l'eau dans les tissus remplis de sève ne soit une conséquence des changements de pression de cellule à cellule, absolument comme dans les cavités cellulaires du bois (1).

(1) Je me suis exprimé, comme il suit, dans ma conférence intitulée : *Warum steigt der Saft in der Bäumen :*

L'osmose occasionne différents phénomènes vitaux; par exemple : les pleurs de la Vigne et d'un grand nombre d'autres, plantes l'écoulement de différents produits d'excrétion, l'alimentation d'eau et la turgescence de tous les jeunes organes, etc. La plupart des physiologistes considèrent encore l'osmose comme la cause du mouvement de l'eau dans les tissus séveux à la suite de la perte d'eau produite par la transpiration. La création continue de matière organique nouvelle dans les cellules assimilatrices maintiendrait constamment la tension osmotique à une hauteur convenable et suffirait pour soustraire aux

§ 2.

DÉMONSTRATION EXPÉRIMENTALE DE MA THÉORIE SUR LES CAUSES DE L'ASCENSION DE LA SÈVE.

J'ai montré, dans mon travail sur les fonctions des vaisseaux, que de jeunes plants de Saule, élevés de boutures dans l'eau, se dessèchent souvent au sommet après plusieurs mois de culture, et que cet accident est toujours accompagné de la formation de thylles dans les vaisseaux, tandis que les vaisseaux du bois sain, ainsi que ceux des plantes sur lesquelles on a pris les boutures, ne renferment que de l'air et de l'eau. Je conclus de cette observation et de plusieurs autres que la sève qui se rend aux organes transpiratoires passe en grande partie par les vaisseaux. Quelques arbres me semblaient cependant faire une exception : ce sont l'*Ailantus*, l'*Amorpha*, le *Paulownia*, le *Robinia*, auxquels vinrent s'ajouter depuis le *Catalpa* et le

cellules voisines une quantité d'eau égale à celle qui a été perdue par évaporation.

Cette opinion est erronée, car :

« 1° Le déplacement de l'eau par les différences de tension osmotique est très lent.

« 2° Les cellules qui transpirent directement, c'est-à-dire les cellules épidermiques, ne renferment généralement pas de chlorophylle et ne peuvent par conséquent pas produire de matière organique osmotiquement active, à l'aide de l'acide carbonique de l'air et de l'eau. Le liquide des cellules épidermiques ne semble pas différer beaucoup de l'eau pure. (Il est vrai que la transpiration des parois cuticularisées est très faible.)

« 3° S'il y avait, dans les cellules des feuilles, des substances fortement osmotiques, comme cela se présente dans certaines cellules des nectaires et des racines, les feuilles assimilant dans un espace humide devraient excréter de l'eau à leur surface et dans les espaces intercellulaires, ce qui n'arrive jamais. — Pour enlever l'eau d'imbibition des parois cellulaires du pétiole, il faudrait qu'il y eût dans les cellules du limbe des substances d'un pouvoir osmotique vraiment colossal, abstraction faite même de la vitesse avec laquelle ce phénomène devrait se produire pour couvrir les pertes.

« 4° Si l'on admet que l'osmose est chargée du soin de transporter l'eau de cellule en cellule dans le parenchyme des feuilles, il faut admettre la même causepour les bois parenchymateux ; ce que personne ne soutiendra. »

Voy. également la figure de la page 386 du XXe vol. des *Landwirthsch. Versuchs-Stationen*, ou de la page 9 du travail intitulé : *Warum steigt der Saft in den Bäumen*. Voy. aussi *Ann. d. sc. nat.*, 6e série, t. VI, p. 231 et 234.

Diospyros (1). En hiver, les vaisseaux du dernier anneau ligneux de ces arbres ne renferment, en effet, que de l'air à la pression atmosphérique, tandis que ceux du bois plus âgé se sont remplis de thylles (*Catalpa, Paulownia, Robinia*), ou d'une substance gommeuse (2) (*Ailantus*, *Amorpha*, *Diospyros*). Je crus donc devoir admettre que dans ces espèces, contrairement aux autres, l'ascension de la sève ne se fait que dans les cellules et les trachéides. Je suis aujourd'hui en mesure de démontrer que non seulement il n'existe pas de distinction semblable en végétaux à vaisseaux aquifères et en végétaux à vaisseaux aérifères, mais que dans ces derniers l'eau se meut presque exclusivement dans les vaisseaux.

Le Robinier faux-Acacia est surtout recommandable pour ces expériences. Lorsqu'on coupe des rameaux ou de jeunes arbres sous le mercure, vers le milieu du mois de juin, et qu'on enlève l'écorce, on trouve le bois marqué de lignes grisâtres de longueur très inégale; ces lignes ne sont autre chose que les vaisseaux remplis de mercure. Dans un cas, une de ces lignes avait une longueur de 117 millimètres (3).

Cette injection de mercure ne porte absolument que sur les vaisseaux de l'anneau ligneux en voie de formation et, dans celui-ci même, pas sur tous les vaisseaux.

Lorsqu'on coupe dans l'air un rameau de Robinier, qu'on le divise en tronçons de 20 centimètres de long et qu'on les in-

(1) Molisch : *Anatomie des Holzes der Ebenaceen* (*Sitzungsb. der Wiener Akad.*, t. LXXX, p. 54, 1879).

(2) Il est inexact que la gomme qui apparaît dans les vaisseaux de certains bois à la place des thylles provienne de la dissolution des parois cellulaires, de même qu'il n'est pas vrai que la résine des Conifères soit due à la même cause. On peut s'en convaincre à l'aide du microscope et du poids spécifique.

Voy. à ce sujet Prillieux, *Étude sur la formation de la gomme dans les arbres fruitiers* (*Ann. des sc. nat.*, 6e série, t. I, p. 176). (*Note de la Réd.*)

(3) Le mercure monte surtout très haut dans les jeunes trachées des plantes dont les vaisseaux se remplissent pendant l'hiver suivant d'air à la pression ordinaire ou plus tard de thylles ou de gomme. M. von Hœhnel lui-même fait remarquer (*Jabrb. f. wiss. Bot.*, t. XII, p. 88) que ses conclusions antérieures sur la mesure de la pression de l'air des vaisseaux ne sont pas exactes, parce qu'on n'a pas tenu compte de l'inclinaison des branches pendant qu'on les coupait sous le mercure. Considérant que les vaisseaux renferment à la fois de l'air et de l'eau,

jecte tous d'air, on voit sortir, par les jeunes vaisseaux de la section opposée, de l'air et un liquide sucré; les tronçons inférieurs fournissent visiblement moins de liquide que les suivants, parce que ce liquide a été refoulé dans les parties supérieures par l'air pénétrant dans les vaisseaux au moment de la section. On comprend pour la même raison que les tronçons supérieurs sont très perméables à l'eau sous faible pression (par exemple, à une goutte d'eau déposée sur la section supérieure), tandis que les tronçons inférieurs sont peu ou point perméables. Cette filtration se réduit cependant, comme la pénétration du mercure, au bois très humide de l'anneau en voie de formation dont les vaisseaux, surtout les plus fins, sont complètement remplis d'eau sur d'assez grandes longueurs. Si l'on enlève ce bois ou qu'on opère en hiver, les vaisseaux étant remplis d'air à la pression atmosphérique, les tronçons même très courts ne deviennent perméables à l'eau sous faible pression que quand on a eu soin de les remplir préalablement de ce liquide injecté à une pression beaucoup plus considérable.

On sait que l'aubier du Robinier se transforme de bonne heure en un duramen de coloration brunâtre. Avant cette transformation, les nombreuses cellules parenchymateuses se remplissent peu à peu, vers l'automne, d'une grande quantité d'amidon destiné à être consommé de nouveau au printemps. L'aubier, avec ses nombreux éléments auxquels même ceux

on voit que cette hauteur de la colonne mercurielle ne permet nullement de fixer la tension de l'air; elle dépend, en effet, à la fois de cette tension et de la longueur et de l'écartement des index d'eau. C'est ainsi que peut s'expliquer cet autre fait, découvert par M. von Hœhnel, que les rameaux coupés dans l'air peuvent encore s'injecter de mercure lorsqu'on les coupe ensuite de nouveau sous le mercure, en enlevant un tronçon d'une certaine longueur, car l'air n'a pu y pénétrer qu'autant que l'a permis le frottement des index d'eau qui se sont rapprochés (*Bot. Zeit.*, 1879, p. 227). Abandonné plus longtemps à l'air, un rameau semblable s'injecte d'air à mesure que l'eau des vaisseaux est enlevée par les cellules environnantes. M. Pfeffer dit (*loc. cit.*, p. 110) : Pour rétablir la pression faible de l'air dans les vaisseaux d'un rameau coupé, il est indispensable de boucher l'orifice des vaisseaux, occlusion qui se fait naturellement, d'après M. von Hœhnel (*Bot. Zeit.*, 1879, p. 320), par les matières gommeuses qui s'écoulent de la section ou qui s'y forment quand le rameau est placé dans l'eau.

qui considèrent sans hésiter tous les vaisseaux comme des éléments morts (1), ne sauraient refuser la qualité de cellules vivantes, devient complètement imperméable à l'eau et à l'air, même sous une pression de plusieurs atmosphères, à partir de la deuxième année, c'est-à-dire à partir du moment où les vaisseaux se sont tout à fait remplis de thylles.

Il est donc parfaitement évident pour tous, que la grande conductibilité du bois n'est pas une conséquence de celle des parois cellulaires lignifiées, mais au contraire de celle des vaisseaux remplis d'eau. Lorsqu'un des vaisseaux est complètement rempli d'eau, la plus faible pression suffit pour mettre en mouvement non les parties périphériques du liquide, mais les molécules centrales. Cette colonne d'eau est-elle au contraire interrompue par une ou plusieurs bulles d'air, on obtient un chapelet de Jamin qui rend la filtration plus difficile et finit par la supprimer tout à fait.

Dans le Robinier, comme dans les autres espèces citées plus haut (*Ailantus*, *Amorpha*, *Catalpa*, *Diospyros* et *Paulownia*), les vaisseaux du dernier anneau ligneux seuls renferment donc de l'eau et de l'air à faible pression; ce fait, comparé à ceux que j'ai observés et décrits pour le Saule, permet de conclure que, dans ces végétaux, le transport de l'eau de la racine à la couronne est limité au bois le plus jeune.

Voici maintenant quelques expériences destinées à contrôler les résultats obtenus.

Les premières ont été faites au commencement du mois de juin 1880; elles ont porté sur un Robinier qui avait été fortement élagué au printemps de 1877 et dont les pousses étaient très vigoureuses; la plus forte seule, dont le diamètre mesurait à la base 3 centimètres, commençait à former du duramen. L'épaisseur du jeune bois, reconnaissable à sa coloration verdâtre, ne dépassait pas le diamètre d'un vaisseau, de sorte qu'il était à peine admissible que la totalité ou du moins qu'une grande partie de la sève ascendante pût se mouvoir dans cette

(1) Pfeffer, *loc. cit.*, p. 122

étroite zone de bois. Le résultat des expériences fut d'autant plus surprenant.

Première expérience. — Sur une de ces pousses de Robinier on enlève un anneau d'écorce d'un centimètre de large, en ayant soin de ne pas blesser le bois, et on le remplace par de la glu : les feuilles sont restées en partie fraîches jusqu'au mois de septembre.

Deuxième expérience. — En même temps que l'écorce, on enlève le jeune bois : les jeunes feuilles et l'extrémité des rameaux se fanent au bout de peu de temps. La transpiration étant très active, les feuilles adultes mêmes commencent à s'enrouler en spirale, mais elles reprennent leur forme primitive pendant la nuit ; à la fin de juin, après plusieurs journées de soleil, toutes les feuilles des douze rameaux mis en expérience ont jauni et se sont desséchées.

Troisième expérience. — Outre le bois en voie de formation, on enlève une faible épaisseur du bois de l'année précédente : les feuilles des rameaux de un à trois ans se sont fanées aussi vite que sur des rameaux semblables complètement détachés de l'arbre.

Des branches d'Ailante variant entre l'épaisseur du pouce et celle du bras (1) se comportent exactement de la même manière.

Des expériences semblables ont été faites avec des rameaux d'un ou de plusieurs années d'arbres ou d'arbrisseaux dont les vaisseaux contiennent de la sève dans toute l'épaisseur de l'aubier. Dans ce cas, les feuilles sont restées fraîches jusqu'à l'automne, même quand il ne restait qu'une faible partie du bois.

(1) Le mouvement de l'eau étant limité dans le *Robinia* et l'*Ailantus* à une faible zone de bois, il s'ensuit qu'il doit être extrêmement rapide. Un vieux Robinier étêté en 1877 ne parvint à développer qu'un petit nombre de pousses et finit par se dessécher en octobre 1880. En examinant la section du tronc, on trouva tous les vaisseaux de l'aubier obstrués par des thylles. La cause de la mort de cet arbre était donc l'arrêt du mouvement de la sève (*Bot. Zeit.*, 1879, p. 254).

Grâce à ces expériences, on comprend facilement (1) que le *Robinia* et l'*Ailantus* doivent être beaucoup plus sensibles aux entailles pratiquées des deux côtés d'un rameau et dépassant alternativement l'axe du rameau que les végétaux dont tous les vaisseaux de l'aubier contiennent de la sève. Ces derniers, même portant des entailles distantes seulement de 3 à 4 centimètres, restent généralement frais comme les rameaux intacts, tandis que ceux du Robinier et de l'Ailante ne restent frais que lorsque les entailles sont distantes au moins de 20 centimètres.

J'espère qu'en présence d'expériences aussi faciles à répéter on abandonnera enfin l'hypothèse absurde du mouvement de l'eau à l'intérieur des parois lignifiées des éléments du bois. Il n'est pas un seul phénomène vital dont les causes et les effets s'enchaînent aussi clairement que dans celui-ci. L'existence de la transpiration étant bien reconnue, le mouvement de l'eau est la conséquence nécessaire de l'action combinée de l'élasticité des parois cellulaires et de la pression atmosphérique.

§ 4.

CAUSE DE LA FAIBLE PRESSION DE L'AIR DANS LES VAISSEAUX DU BOIS CONDUCTEUR DE LA SÈVE.

La théorie du mouvement de la sève que je viens de développer a été fixée, quant à ses traits principaux, dès 1863.

Elle exige que l'air enfermé dans les vaisseaux ne possède qu'une faible tension. Il résulte des essais manométriques sur des Saules élevés de boutures, que cette pression ne dépasse pas 12 centimètres de mercure; M. von Hœhnel

(1) Il est évident que des cubes de bois chargés de sève évaporent d'abord plus par les sections transversales que par les sections tangentielles et radiales. Un cube taillé dans l'aubier d'un Robinier ou d'un Ailante (ce dernier ne forme de duramen qu'à un âge assez avancé) privé du bois le plus jeune, commençait par évaporer moins d'eau par la section transversale que par les deux autres. (Voy. Pfeffer, *loc. cit.*, p. 126; Bœhm, *Ueber das Absterben der Götterbaume*, Wien. 1881.)

l'a également prouvé d'une manière irréfutable pour l'air des vaisseaux. Quant aux moyens par lesquels la plante arrive à ramener l'air des vaisseaux à une aussi faible pression, je me suis exprimé ainsi qu'il suit (1) : « Il me paraît évident que l'air qui remplit les jeunes vaisseaux après la disparition du contenu liquide primitif doit se trouver à une très faible pression; » je suis revenu sur la même question avec tous les détails qu'elle comporte dans les mémoires intitulés : *Les causes de l'ascension de la sève* et *les fonctions des vaisseaux.*

Le contenu liquide primitif ayant abandonné les vaisseaux, on conçoit en effet facilement comment naît cette faible pression, mais il est plus difficile de comprendre comment elle se maintient (2).

Ce fait, cependant bien constaté comme on voit, paraît d'autant plus énigmatique que les fibres ligneuses vivantes doivent

(1) *Landw. Versuchs-Stat.*, 1877, t. XX, p. 374.

(2) Les éléments de l'hydrostatique suffisent pour déterminer la tension de l'air des vaisseaux, après une interruption prolongée de la transpiration. En supposant que l'eau venant des racines n'a aucune résistance de frottement à vaincre en progressant jusqu'aux feuilles, l'air devrait toujours s'y trouver à la pression atmosphérique. Si l'hypothèse de l'imbibition était conforme à la vérité, la pression inférieure à l'atmosphère serait tout à fait impossible, car elle exige que les enveloppes aqueuses des molécules solides se meuvent avec une facilité absolue. Mais la sève n'est pas d'une nature aussi éthérée, il faut qu'elle puisse vaincre des résistances de frottement en passant d'une cellule dans une autre. Il est donc clair que la pression négative doit non seulement se produire dans les cellules, mais encore qu'elle doit s'y maintenir, la transpiration étant supprimée. La différence entre cette faible pression et la pression atmosphérique est l'expression même de la résistance à la filtration. De là il résulte que les branches d'un grand nombre de végétaux ligneux, coupées et placées dans l'eau, absorbent encore ce liquide en hiver à une température supérieure à zéro, puisque cela n'est plus possible qu'à une résistance moindre que celle que les racines auraient offerte. (*Landw. Vers. Stat.*, t. XX, p. 365 et 369. *Causes de l'ascension de la sève.*) M. von Hœhnel au contraire admet qu'en hiver la pression négative ne dépasse pas 10 centimètres de mercure. (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, t. XII, p. 119.) Le 22 mars 1880, une branche d'Aubépine souleva le mercure à 40 centimètres et M. von Hœhnel, qui assistait à cette expérience, put se convaincre que l'air qui apparut dans le tube manométrique à la place de l'eau, provient des vaisseaux et non, comme il le croyait, de l'écorce. (*Loc. cit.*, p. 82 et 83.)

recevoir constamment l'oxygène nécessaire à leur respiration et que l'eau venant du sol y arrive saturée d'air.

Il n'est pas douteux à priori, et les expériences directes l'ont démontré, que l'air dissous dans l'eau du sol pénètre avec celle-ci dans la plante; de même cet air doit se dégager dans les cavités du bois, puisque chacune d'elles équivaut à une pompe aspirante. En admettant que l'air ainsi dégagé a la même composition que l'air atmosphérique, il doit bientôt perdre son oxygène qui sera remplacé par un volume égal d'acide carbonique; celui-ci, en raison de sa grande solubilité dans l'eau des cellules et les parois cellulaires imbibées d'eau, s'échappe par diffusion dans la sève ascendante, et est entraîné par l'eau qui va s'évaporer à la surface. De cette manière, la force de succion des cellules s'exagère. L'influence de ces phénomènes de diffusion, facilitée encore par des différences de pression, sur la tension de l'air dans les vaisseaux, est bien évidente (1).

J'ai fait voir ailleurs (2) que l'air s'échappant d'un rameau vivant dans le vide barométrique est très pauvre en oxygène et qu'il en est de même de celui qui est absorbé par des plants de Saule hermétiquement mastiqués dans des vases remplis d'eau.

Imaginons une cellule limitée par une paroi très solide et imbibée d'eau, remplie d'azote à la pression atmosphérique et contenant en même temps une matière qui absorbe l'oxygène. Une cellule semblable exposée à l'air devra perdre peu à peu tout son contenu gazeux, et cela d'autant plus vite que l'air extérieur est plus riche en oxygène. Plongée dans l'eau par une très faible partie de sa surface, elle devra se remplir d'eau, même quand sa hauteur dépasserait 9 mètres. Or les vaisseaux et les trachéides sont précisément des cellules de cette nature; elles aussi absorbent l'oxygène de l'air qu'elles renferment; l'acide carbonique dégagé à sa place s'échappe par

(1) *Ueber die Wasserbewegung* (*loc. cit.*, p. 373).

(2) *Ueber die Zusammensetzung der in den Zellen und Gefässen des Holzes enthaltenen Luft* (*Landw. Vers. Stat.* t. XXI, 1878).

diffusion (1), ou s'en va avec l'eau de transpiration. Le maintien de la tension est donc une nécessité physique.

Il est malheureusement impossible de démontrer ces choses sur une cellule végétale isolée.

Ces phénomènes de diffusion sont la cause directe des observations suivantes :

1° L'augmentation du poids de rameaux frais de Saule placés dans l'eau, augmentation qui dure jusqu'à ce que les vaisseaux remplis d'eau soient obstrués par des thylles.

2° Les trachées et les trachéides de jeunes boutures élevées sous l'eau sont complètement remplies d'eau; il en est de même d'un morceau de bois sec maintenu pendant longtemps sous l'eau et de rameaux séchés placés dans l'eau par une de leurs extrémités.

L'expérience suivante me paraît être fort instructive au point de vue des faits qui viennent d'être exposés.

On enfonce des boutures de Saule dans des tubes larges de 3 centimètres, hauts de 15 centimètres, renflés au milieu et qui plongent dans un vase plein d'eau; lorsque les boutures ont développé de bonnes racines et qu'un des bourgeons latéraux a donné naissance à une pousse garnie de feuilles, on s'assure qu'elle est demeurée imperméable à l'air sous pression; cela étant, on joint hermétiquement la bouture à l'extrémité supérieure du tube à l'aide d'un tube de caoutchouc et l'on introduit de l'air ou de l'azote dans le tube de manière à le remplir à moitié; enfin on dispose le tube de façon à faire coïncider les niveaux intérieur et extérieur de l'eau : au bout de quelques jours, l'un ou l'autre de ces tubes s'est complètement rempli d'eau.

(1) On connaît la rapidité de diffusion de l'acide carbonique dans les cellules de la boure. Rappelons-nous que la sève monte surtout dans le bois le plus jeune, c'est-à-dire le plus avide d'oxygène. D'un autre côté l'un des buts les plus importants, selon moi, de la transpiration, consiste précisément à amener de l'oxygène au bois en voie de formation.

RECHERCHES

SUR

L'ORDRE D'APPARITION DES PREMIERS VAISSEAUX DANS LES ORGANES AÉRIENS

Par M. A. TRÉCUL.

I. — *Ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens de l'*Anagallis arvensis (1)

Si l'on étudie le développement des feuilles dans un bourgeon terminal, on trouve que le premier vaisseau qui se manifeste apparaît dans la nervure médiane. Il commence ordinairement dans la région moyenne de la lame, ou dans le tiers supérieur, beaucoup plus rarement dans le tiers inférieur. Ce vaisseau médian s'accroît ensuite par en haut et par en bas par l'addition répétée de cellules vasculaires formées, comme d'habitude, par le tissu préparé d'avance. Cette nervure médiane de la feuille, ou plutôt ce vaisseau primordial, ne s'arrête point à la base de la lame ; il continue de s'allonger, descend dans le mérithalle placé au-dessous, où il s'insère vers le bas de celui-ci, au côté de l'un des quatre faisceaux servant d'assise aux deux feuilles précédentes ; mais cette insertion du vaisseau descendant ne paraît pas directe, car on trouve quelquefois qu'un court vaisseau basilaire est préparé pour recevoir son extrémité, ainsi que nous en verrons tout à l'heure d'autres exemples.

Chaque jeune feuille n'est donc d'abord reliée, par cet unique vaisseau, qu'à l'un des deux faisceaux opposés à la face du rameau sur laquelle elle est fixée ; mais un peu plus tard elle est rattachée à l'autre faisceau par une seconde branche vasculaire. Alors la feuille est terminée inférieurement par

(1) Lu à l'Académie des sciences le 23 octobre 1876.

une fourche vasculaire renversée, qui l'unit à la partie inférieure du mérithalle sous-jacent. Cette fourche basilaire de la jeune feuille et celle qui est au bas de l'autre feuille de la même paire constituent les quatre faisceaux d'un nouveau mérithalle, sur la partie inférieure duquel s'insèreront les fourches dépendant des deux feuilles suivantes, qui seront situées sur les faces alternes de la tige quadrangulaire. L'accroissement en hauteur continue de cette manière par l'addition successive de nouvelles paires de feuilles.

Chaque faisceau de la base fourchue de la nervure médiane d'une feuille n'a d'abord qu'un seul vaisseau (ainsi que tous les jeunes faisceaux dont il va être question), mais le nombre des vaisseaux croît avec l'âge des mérithalles.

Pendant que l'allongement de la nervure médiane de la feuille s'opère par en bas, le sommet de cette nervure se renfle en un groupe vasculaire souvent bifurqué. De chaque côté de ce sommet se développe un faisceau vasculaire renflé aussi en cet endroit, mais qui s'atténue en s'allongeant de haut en bas et suit le bord de la lame foliaire. Arrivé au tiers de celle-ci ou un peu plus loin, chaque faisceau marginal se courbe et va rejoindre la nervure médiane. A l'endroit où il commence à s'éloigner du bord, ce faisceau donne un rameau qui le continue au voisinage de ce bord, et à son tour ce rameau va plus loin se relier à la nervure médiane ; mais il arrive quelquefois qu'une branche vasculaire née au contact de cette dernière va à sa rencontre. Quand ces nervures principales sont formées, il s'en développe d'ordre inférieur qui les unissent entre elles. Vers cette époque, il monte dans la lame, de chaque côté de la base fourchue de la nervure médiane, un faisceau qui va au-devant de celui qui descend le long du bord correspondant. Des nervures tertiaires, quaternaires, etc., se forment ensuite au côté externe de ce faisceau, et d'autres s'interposent entre ces vaisseaux marginaux et la nervure médiane, comme dans la partie supérieure, et complètent ainsi le réseau vasculaire de la feuille. Toutes ces nervures, qui n'ont au début qu'un seul vaisseau, ne se développent pas toujours d'une façon

continue : le premier vaisseau est parfois comme fragmenté, des cellules vasculaires naissant à distance des premières formées, mais elles sont bientôt réunies à celles-ci par l'interposition d'autres cellules vasculaires.

Nous venons de voir comment se développent les feuilles d'un bourgeon terminal. Chacune de celles-ci a, dès le très jeune âge, un bourgeon à feuilles ou à fleur dans son aisselle. Les bourgeons foliés sont souvent, mais non toujours, dans l'aisselle des feuilles inférieures, les bourgeons à fleur dans celle des feuilles plus haut placées. Voyons comme se développent ces deux sortes de bourgeons.

Le bourgeon foliacé donne d'abord deux petites feuilles opposées, orientées perpendiculairement à la feuille axillante. Le premier vaisseau de la nervure médiane naît aussi le plus souvent dans la région moyenne ou dans le tiers supérieur de la lame ; il croît par en haut et par en bas et descend dans la partie dite axile du bourgeon. Plus bas, dans l'aisselle même de la feuille axillante, il rencontre un vaisseau préparé d'avance, qui est inséré sur le côté correspondant de la fourche renversée servant de base à la feuille mère ; il s'unit avec lui, et dès lors on n'a plus qu'un vaisseau continu, auquel s'ajoutent d'autres vaisseaux à mesure que la feuille grandit.

Le petit vaisseau basilaire, préparé d'avance, est ici très facile à observer. Il se voit beaucoup plus aisément que dans les bourgeons terminaux, où il n'est pas aussi souvent aperçu. Un observateur peu attentif, en voyant l'évolution basipète du premier vaisseau au-dessous des feuilles, dans un bourgeon terminal, pourrait être tenté de revenir à la théorie des faisceaux ou des vaisseaux descendants de Du Petit-Thouars et de Gaudichaud ; il ne sera plus porté à le faire s'il étudie des bourgeons foliacés axillaires.

Les deux feuilles de chaque paire étant toujours inégales dans le jeune âge, il arrive souvent que la nervure médiane de l'une est trouvée continue de son sommet à son insertion sur l'aisselle de la feuille mère, tandis que la nervure médiane de la feuille plus petite est trouvée interrompue : la partie su-

périeure, propre à la lame, peut ne pas descendre encore à la base de celle-ci, bien qu'au-dessous du bourgeon existe déjà le vaisseau basilaire qui l'attend et servira bientôt à son insertion.

Tout bourgeon foliacé axillaire s'insère donc par deux faisceaux placés dans un plan parallèle à celui de la feuille axillante ; chacun de ces deux faisceaux, d'abord simple dans le jeune mérithalle fort court qui porte les deux premières feuilles, y devient double et forme une sorte de petite boutonnière vasculaire, entre l'insertion du faisceau primitif et la nervure médiane de la jeune feuille correspondante. Le mérithalle possède alors quatre faisceaux qui s'allongent avec lui, et sur lesquels s'appuient, près de leur base ou plus haut, les vaisseaux des feuilles de la deuxième paire. Le développement ultérieur s'effectue comme dans le bourgeon terminal.

Quand le bourgeon axillaire doit être une fleur, le petit bouton cellulaire donne d'abord les rudiments des sépales ; ceux des étamines apparaissent ensuite; les parois de l'ovaire se montrent un peu plus tard entourant le placenta central libre qui termine l'axe. Il est certain, comme l'a dit M. Duchartre, que les pétales ne se forment qu'après les étamines. Je suis en cela d'accord avec ce savant botaniste ; mais mon avis diffère du sien en ce qui concerne l'apparition des sépales de l'*Anagallis arvensis*. Ceux-ci ne sont point précédés par un bourrelet circulaire, et ils se montrent successivement à la partie supérieure du bouton cellulaire, en sorte que la jeune fleur est brièvement pédonculée dès l'origine des sépales. Pendant que ces derniers se développent, l'axe s'élève un peu, produisant ici un faible bourrelet ou au moins une sorte de plate-forme un peu déprimée au milieu, au pourtour de laquelle proéminent bientôt les mamelons staminaux. Ce n'est que plus tard qu'apparaissent les pétales, comme de légères saillies sur le dos des étamines rudimentaires, etc.

Jusqu'à l'apparition du pistil, la jeune fleur ne contient pas de vaisseaux. Les premiers se montrent tantôt dans le réceptacle, tantôt dans la base des sépales, ou plus haut dans leur

région moyenne. Quand ils commencent dans le réceptacle, deux séries de quelques courtes cellules vasculaires se manifestent. Ces deux séries se ramifient par en haut, tandis qu'elles se prolongent simples par en bas. Par en haut, l'une d'elles sert de base aux nervures médianes de trois des sépales, l'autre à celles des deux autres. Les vaisseaux des nervures médianes sépalaires croissent alors de bas en haut ; mais, comme je viens de le dire, il n'en est pas toujours ainsi. Les premiers vaisseaux apparaissent souvent dans les sépales à des hauteurs diverses, à la base de ceux-ci, dans leur région moyenne ou même un peu plus haut. Alors ils croissent par en haut et par en bas. Ceux de trois sépales se joignent dans le réceptacle, et une série de cellules vasculaires les prolonge du haut en bas du pédoncule. Les nervures médianes des deux autres sépales, unies aussi dans le réceptacle, sont de même prolongées dans le pédoncule par une série de cellules vasculaires. Ces deux séries ou vaisseaux, à accroissement basipète, arrivées au bas du pédoncule, s'unissent chacune à un vaisseau basilaire venu à sa rencon tr et inséré, comme sous les bourgeons foliés, sur le côté de la branche correspondante de la fourche par laquelle la feuille axillante est attachée.

Le développement du bourgeon à fleur, aussi bien que celui du bourgeon à feuilles, fournit donc une objection nouvelle contre la théorie phytonienne, puisque les deux vaisseaux qui descendent, soit dans le premier mérithalle du bourgeon folié, soit dans le pédoncule de la fleur, sont rencontrés par deux vaisseaux nés dans l'aisselle de la feuille axillante.

Voici une autre conséquence de cette structure. Les deux faisceaux du pédoncule, toujours assez étroits, d'abord réduits à un seul vaisseau, *ne formant pas un cercle*, sont en contradiction avec la définition donnée récemment de l'axe (*Sav. etr.*, t. XXI, p. 7). Ils sont, en effet, *symétriques par rapport à un plan*, qui est *parallèle à celui de la feuille axillante.*

Poursuivons l'étude de la fleur. Quand les vaisseaux du réceptacle sont surmontés par les cinq nervures médianes des sépales, cinq courtes branches sont ensuite interposées aux

bases de ces nervures médianes, et sont situées par conséquent au-dessous des intervalles des sépales. Ces courtes branches se bifurquent, et chaque rameau, entrant dans le côté correspondant du sépale voisin, s'y divise et en constitue les nervures latérales inférieures ; mais les vaisseaux de ces nervures ne se développent pas toujours de bas en haut dans toute leur longueur; il arrive fréquemment que, le faisceau étant ébauché, le premier vaisseau s'y forme par fragments, comme les feuilles en ont donné des exemples et comme les pétales en fournissent aussi.

C'est un peu après l'apparition de ces nervures latérales des sépales que se montre le vaisseau de chaque étamine. Ce vaisseau naît dans la région moyenne de l'organe, vers la base de l'anthère et le sommet du filet. Il est alors indépendant des vaisseaux du réceptacle, auxquels il s'unit seulement plus tard en allant s'insérer un peu au-dessous de la fourche qui donne les nervures latérales inférieures des deux sépales voisins; mais avant de contracter cette union, *quand lui-même est encore libre*, il donne un rameau dorsal qui monte dans le pétale placé derrière et en constitue la nervure médiane. Le vaisseau de cette nervure s'allonge ordinairement de bas en haut, plus rarement par fragments. Comme les sépales les plus développés, chaque pétale a deux sortes de nervures latérales : les unes sont insérées sur la nervure médiane, et leurs vaisseaux commencent, soit au contact de cette dernière, soit à distance; les autres nervures latérales, qui sont les inférieures, sont des branches d'un faisceau fourchu placé au-dessous de chaque intervalle des pétales, lequel s'insère vers le bas du faisceau qui forme la nervure médiane du sépale opposé. Ces nervures latérales se développent aussi, soit de bas en haut, soit par fragments.

Les vaisseaux du pistil ne se montrent qu'après tous les précédents. J'appelle tout particulièrement l'attention sur l'ordre de leur apparition, qui a une grande importance théorique. Ce sont les vaisseaux du placenta qui naissent les premiers; les vaisseaux pariétaux ne se forment que plus tard. Par con-

séquent, les faisceaux placentaires, bien qu'ils aient leurs vaisseaux sur leur face externe, comme l'a dit M. Van Tieghem, ne peuvent cependant être regardés comme des processus, comme produits par des *talons* des prétendues feuilles carpellaires; mais ce n'est pas tout, le nombre de ces faisceaux placentaires ne coïncide le plus souvent pas avec celui des pariétaux. Ceux-ci, ordinairement au nombre de cinq dans la fleur (1), opposés aux pétales, commencent dans la partie supérieure de l'ovaire, quand le style surmonté du stigmate a déjà une certaine longueur; leurs vaisseaux s'allongent ensuite dans le style et dans la partie inférieure de l'ovaire. Par en haut, ils arrivent auprès du stigmate; *par en bas*, et cela est d'une importance théorique capitale, *ils n'atteignent jamais les vaisseaux du réceptacle;* ils sont toujours *libres par leur extrémité inférieure,* plongée dans le parenchyme du réceptacle. Cet état persiste ordinairement dans le fruit. Je m'expliquerai plus longuement à cet égard, en traitant des Primulacées et des Théophrastées.

Puisque les faisceaux pariétaux du pistil de l'*Anagallis arvensis* n'ont aucune relation vasculaire directe avec les faisceaux placentaires, puisque ces derniers, je le répète, étant nés les premiers, ne peuvent avoir été produits par les pariétaux, il est évident que la théorie qui veut que le placenta des Primulacées et des Théophrastées soit constitué par des dépendances internes des cinq feuilles carpellaires (*Annales des sciences naturelles*, 5e série, t. XII, p. 329 et suiv.), et que les ovules eux-mêmes soient des lobes transformés de ces feuilles carpellaires extérieures ou pariétales (p. 335), est dénuée de fondement.

(1) Je n'ai jamais trouvé dix faisceaux dans la paroi du pistil, contrairement à ce qui a été dit, mais seulement *cinq*, rarement *six;* dans la paroi du fruit, il s'en interpose souvent un plus court que l'ovaire dans quelques-uns des intervalles des cinq faisceaux ordinaires du pistil, ou dans tous les intervalles.

Dans le placenta, sur vingt-cinq observations, j'ai trouvé, pour le nombre des faisceaux comptés au bas du pédicelle, les chiffres suivants : 6, 6, 6, 6, 6, 6, 7, 7, 7, 7, 7, 8, 8, 8, 8, 8, 9,9, 9, 9, 9, 9, 9, 9, 9, 10. Si la théorie était vraie, *cinq* ou *dix* devrait être le chiffre constant.

Maintenant qu'il est démontré que les placentaires et les ovules sont vasculairement indépendants des parois ovariennes dans l'*Anagallis arvensis*, il me reste à prouver que les parois elles-mêmes du pistil ou du fruit ne résultent pas de la modification de cinq feuilles. L'espace ne me permettant pas de discuter plus longuement cette question, il me suffit de dire ici que la théorie que je réfute a été basée sur la seule structure du pistil de l'*Anagallis arvensis* et du *Theophrasta macrophylla*, et que la paroi du jeune fruit de ce dernier végétal *ayant des faisceaux sur au moins trois ou quatre plans et une couche épaisse de cellules scléreuses continue dans son parenchyme vert*, il est par là incontestablement prouvé que les parois ovariennes ne sont pas formées par des feuilles.

Si, d'une part, les faisceaux placentaires ne peuvent être considérés comme des processus de feuilles qui n'existent pas, si, d'autre part, ils ne peuvent être regardés comme continuant l'axe proprement dit, puisqu'ils sont orientés en sens inverse des faisceaux des axes vrais, que sont-ils donc? Ils sont tout simplement des faisceaux du placenta, c'est-à-dire des parties constituantes du pistil ou du fruit, qui n'est qu'une forme de la ramification destinée à la reproduction sexuelle.

II. — *Ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens de quelques* Primula (1).

Bien que les *Primula* nommés dans ce travail aient une structure notablement différente de celle de l'*Anagallis arvensis*, ils m'ont offert, relativement à l'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens, des phénomènes analogues à ceux que cette plante m'a donnés.

Feuilles. — La petite écaille par laquelle la feuille commence, laisse reconnaître la partie inférieure dilatée du pétiole avant l'apparition de la lame proprement dite, qui s'enroule de chaque côté sur la face dorsale. La lame et le pétiole sont donc ébauchés de très bonne heure; mais, suivant les condi-

(1) Lu à l'Académie des sciences le 18 juin 1877.

tions de la végétation, l'une ou l'autre domine dans la jeune feuille; le plus souvent c'est la lame qui l'emporte, d'autres fois c'est le pétiole.

Quand c'est la lame qui domine dans le jeune âge, le premier vaisseau apparaît dans la nervure médiane vers la région moyenne de la lame. Pour les *Primula elatior, officinalis* et *grandiflora*, le sommet de ce vaisseau s'arrête souvent vers 0^{mm},40 à 0^{mm},45 du haut de la feuille. Dans une feuille de 2^{mm},75 du *P. japonica*, il s'arrêtait à 1^{mm},10 du sommet de la lame, et dans une autre à 0^{mm},80, tandis que par en bas il arrivait déjà près de la base de la lame. Dans le *Primula sinensis*, il s'arrête par en haut à son début vers le bas du lobe terminal de la lame.

Suivant la vigueur de l'accroissement, le premier vaisseau apparaît à l'intérieur de feuilles de hauteurs différentes. Il peut se montrer déjà dans des feuilles hautes de 1^{mm},60, ordinairement dans des feuilles de 2 à 3 millimètres, parfois plus tard (*P. elatior, officinalis*). Il s'allonge ensuite par en haut et surtout par en bas. Par en bas, il gagne d'abord la base de la lame, descend dans le pétiole et ensuite dans la partie axile du bourgeon. Pendant cet allongement, d'autres vaisseaux s'ajoutent à côté de lui dans les parties les plus âgées.

L'élongation du premier vaisseau s'accomplit ainsi dans les bourgeons vigoureux; c'est là le cas le plus fréquent. Cependant il n'en est pas toujours ainsi, parce que tous les bourgeons n'ont pas la même activité. On remarque au printemps, sur les rameaux des *Primula elatior, officinalis*, etc., que les bourgeons situés dans l'aisselle des feuilles les plus élevées sur l'axe sont les plus actifs. Les autres sont de moins en moins avancés dans leur développement selon qu'ils sont placés plus bas sur l'axe. Il arrive même souvent que les feuilles inférieures d'un rameau n'ont pas de bourgeon dans leur aisselle.

Dans les *Primula elatior, officinalis, grandiflora*, etc., chaque bourgeon est inséré sur la partie inférieure de la feuille axillante, qui elle-même est fixée à l'axe qui la porte, par un aisceau vasculaire en gouttière d'abord ouverte à la face supé-

rieure. Dans le tout jeune âge, le bourgeon n'est lié à la feuille que par du tissu cellulaire; un peu plus tard, les deux premières feuilles du bourgeon (qui sont insérées l'une à gauche, l'autre à droite, par rapport à la feuille axillante) envoient de haut en bas leur premier vaisseau vers le côté correspondant de la gouttière vasculaire de cette feuille, si le bourgeon est très actif. Mais, quand les bourgeons sont à peu près stationnaires, ou ont peu d'activité, la partie inférieure axile végète plus que la supérieure foliée.

Alors, de chaque côté de la gouttière du faisceau axillant, partent des vaisseaux qui montent dans l'axe du bourgeon, et se dirigent vers le bas de la jeune feuille correspondante. Si celle-ci est assez active, elle envoie son vaisseau primordial vers ceux qui montent, et la rencontre se fait plus ou moins haut mais, si la jeune feuille est stationnaire, il arrive que le vaisseau le plus avancé de ceux qui montent de la feuille mère atteint le bas de la jeune feuille avant que celle-ci ait commencé le développement de son premier vaisseau; celui qui monte pénètre alors dans la feuille et l'accroissement apparaît comme *basifuge*, c'est-à-dire s'effectuant de bas en haut. Mais dans ce cas-là même, si cette feuille entre en végétation, l'accroissement *basipète* prend le dessus et se manifeste dans l'évolution des nervures latérales pinnées.

La nervure ou les nervures latérales les plus élevées de chaque côté ne sont pas les premières pourvues de vaisseaux. Cela était prévu, puisque le premier vaisseau de la nervure médiane ne débute pas tout à fait au sommet. Chez les *Primula elatior*, *officinalis* et *grandiflora*, c'est dans la deuxième ou la troisième nervure latérale, quelquefois dans la quatrième, à partir d'en haut, que commencent les vaisseaux, dans des feuilles d'environ 5 millimètres de hauteur. Les plus petites nervures placées au-dessus n'obtiennent de vaisseaux qu'ensuite. Les vaisseaux se montrent après cela successivement dans les nervures pinnées situées de plus en plus bas.

Le premier vaisseau de chacune de ces nervures commence très souvent, surtout chez celles qui ne sont pas les plus éle-

vées, loin de la nervure médiane, avec les vaisseaux de laquelle il se met plus tard en communication (*Primula elatior*, *officinalis*). Le réseau vasculaire de la lame se complète ensuite graduellement. Des trois faisceaux que le pétiole possède ordinairement à sa base, le médian seul s'insère sur l'axe; les deux latéraux ne sont que des rameaux du médian, et c'est immédiatement au-dessous de leur insertion sur lui qu'est ou sera fixé le bourgeon axillaire. Lorsque les vaisseaux de ce bourgeon commencent à se montrer là, de chaque côté de son insertion, la gouttière vasculaire de la feuille axillante reste ouverte encore pendant quelque temps, mais peu à peu elle se ferme à sa face supérieure, à mesure que le bourgeon avance en âge.

Hampe. — Après qu'un bourgeon a donné un certain nombre de feuilles, il produit une inflorescence terminale. Dans les *Primula elatior* et *officinalis*, l'inflorescence est portée par une hampe assez longue, couronnée par plusieurs fleurs agglomérées, situées chacune dans l'aisselle d'une bractée. Les plus externes sont les plus âgées. Leurs bractées naissent quand le pédoncule commun est si court qu'il paraît nul, de sorte que les premières bractées sont aussi rapprochées que possible des feuilles normales supérieures. A mesure que les fleurs plus centrales apparaissent, le pédoncule commun s'élève. Quand il a de $0^{mm},12$ à $0^{mm},15$ ou $0^{mm},20$ de hauteur, il apparaît au-dessous de chaque fleur, d'abord sous la plus âgée, puis sous la deuxième, etc., un court vaisseau arqué dont la pointe supérieure est dirigée vers la bractée correspondante. L'extrémité inférieure de ce vaisseau est libre aussi, car il n'existe pas de vaisseaux au-dessous dans son voisinage immédiat. Ces premiers vaisseaux, tous libres d'abord, s'allongent par en bas et rejoignent ceux qui les ont précédés. Pendant qu'ils commencent à s'étendre par en bas, naissent les premiers vaisseaux de la fleur superposée à chacun d'eux. Vers la partie supérieure du vaisseau arqué, dont la pointe proémine vers la bractée, se forme un petit groupe de cellules vasculaires courtes, dirigé vers le bas de la fleur. En même temps on peut

voir très souvent, au sommet du pédicelle de la jeune fleur, d'abord un ou deux vaisseaux inégaux, commençants aussi. Ces vaisseaux d'en haut et d'en bas ne tardent pas à se joindre, et bientôt il y a, dans chaque pédoncule particulier, cinq vaisseaux longitudinaux nés successivement et rapprochés à la base du pédoncule. Tout s'accomplit à peu près de même dans le *Primula grandiflora*, seulement la hampe ne s'allonge ordinairement pas. Le *P. sinensis*, dont l'inflorescence est plus complexe, présente des phénomènes analogues.

Bractée. — Pendant cette évolution des vaisseaux du pédoncule, il naît dans la partie supérieure de la bractée axillante de chaque fleur un vaisseau qui s'accroît de haut en bas et se réunit à la pointe du vaisseau arqué placé au-dessous, qui lui-même va au-devant de celui qui descend. Comme nous l'avons vu dans la feuille et comme nous le verrons dans les sépales, le vaisseau basilaire prend quelquefois l'avance et monte dans la bractée avant que le vaisseau supérieur de celle-ci soit apparu.

A cet âge de la bractée et de la fleur, il y a dans le pédoncule de celle-ci cinq fascicules vasculaires (il y en a plus tard davantage) qui aboutissent au réceptacle, où ils se terminent ordinairement par un renflement atténué en pointe. Chaque pointe est dirigée vers la base d'un sépale, rarement vers celle d'une étamine. Cinq rameaux courts s'interposent ensuite; il y a alors un vaisseau opposé à chaque sépale et à chaque étamine.

Calice. — Ici apparaît un fait singulier, c'est que, des diverses parties de la fleur, ce ne sont pas toujours les sépales qui, les premiers, sont pourvus de vaisseaux : ce sont quelquefois les étamines. Dans le *Primula denticulata*, j'ai vu constamment, dans deux inflorescences en état convenable, les vaisseaux des étamines naître avant ceux des sépales. Le même ordre de développement m'a aussi été présenté par des fleurs de *P. elatior;* mais, chez cette dernière plante, cet ordre n'est pas constant; il y a quelquefois simultanéité; peut-être y a-t-il parfois préséance des sépales; je ne l'ai pas noté.

Dans le *Primula denticulata*, j'ai toujours vu le vaisseau de la nervure médiane des sépales se développer de haut en bas. Cela est fréquent aussi chez le *P. elatior*, etc. Ce vaisseau commence à des hauteurs variables et descend ensuite vers celui qui monte du réceptacle. Je les ai vus se rencontrer dans cette plante vers le haut du tube du calice; mais, comme je l'ai dit ci-dessus, il arrive assez souvent que celui qui monte, ayant l'avance, paraît exister seul et se prolonger jusqu'en haut.

Quand le faisceau vasculaire médian du sépale est ébauché et renflé au sommet, les vaisseaux apparaissent dans les nervures latérales. Ce sont les nervures le plus haut placées qui, les premières, acquièrent des vaisseaux, et ceux-ci commencent ordinairement loin de la nervure médiane, en haut de chaque nervure dans le *Primula denticulata*, un peu au-dessous du sommet dans les *P. elatior*, *grandiflora*, etc., plus rarement au contact de la nervure médiane. Les nervures latérales inférieures sont les dernières pourvues de vaisseaux.

Étamines. — Dans toutes les espèces citées ici, l'étamine précède le pétale qui lui est opposé, ce qui est conforme en cela à l'avis de M. Duchartre. Dans les *P. denticulata* et *officinalis*, j'ai vu le premier vaisseau staminal commencer loin des vaisseaux du réceptacle, à l'un ou à deux desquels il s'unit plus tard. Dans le *P. elatior*, j'ai vu ce premier vaisseau naître dans le connectif, monter dans celui-ci et descendre vers ceux du réceptacle. Il en était de même dans le *P. grandiflora* (une variété rose). Dans le *P. sinensis*, le développement du premier vaisseau staminal s'est montré à peu près simultané dans toute sa longueur, en sorte que je n'ai pu constater avec précision si réellement la partie supérieure y est plus âgée que l'inférieure. J'ai cependant souvent remarqué que les cellules vasculaires supérieures étaient obscures, quand les inférieures étaient encore translucides, ce qui semble attester que ces dernières sont les plus jeunes.

Corolle. — La corolle n'apparaissant qu'après le cycle des étamines, il n'est pas étonnant que le premier vaisseau de la

nervure médiane pétaline naisse après celui de cette étamine et s'insère sur lui. Dans les *Primula officinalis*, *elatior*, *sinensis*, le premier vaisseau de la nervure pétaline commence au contact de celui de l'étamine, et s'avance ensuite assez régulièrement de bas en haut; quelquefois néanmoins ce développement se fait par fragments, des cellules vasculaires naissant à distance de celles qui les ont précédées et s'unissant ensuite à elles par la formation de cellules interposées.

Le *Primula denticulata* paraît faire exception à ce mode d'évolution. Le premier vaisseau de la nervure médiane de chaque pétale, dans les exemples que j'ai eus sous les yeux, naissait loin du faisceau staminal opposé; il débutait vers le haut du tube de la corolle, se prolongeait ensuite par en haut dans le pétale et par en bas allait s'unir au faisceau staminal.

Dans les pétales, ce ne sont pas toujours les vaisseaux des nervures latérales insérées le plus haut qui se développent les premiers, mais ceux des nervures principales parmi les supérieures. Ces vaisseaux commencent à distance ou au contact de la nervure médiane (*P. officinalis*, *elatior*, *sinensis*). C'est dans les nervures latérales inférieures et à l'extrémité supérieure de toutes ces nervures latérales, que les vaisseaux sont formés en dernier lieu.

Les faisceaux fourchus qui, situés sous les intervalles des pétales contigus, alternent dans le tube corollin avec les nervures médianes, et dont les deux branches sont étendues dans la partie latérale inférieure des pétales adjacents, où ces branches se relient avec les autres nervures latérales, produisent leur premier vaisseau ordinairement près du sommet de la tige de la fourche. Les cellules vasculaires s'avancent ensuite dans les deux branches principales, puis dans leurs rameaux, qui sont tous tournés vers le bord du pétale considéré. Pendant que ces vaisseaux des branches de la fourche se développent, le vaisseau de sa tige s'allonge par en bas et va s'insérer sur la partie inférieure de la nervure médiane du sépale opposé (*Primula elatior*, *officinalis*, *grandiflora*). Dans ces plantes, on trouve rarement les vaisseaux des branches de la

fourche commencés avant celui de la tige de celle-ci. Au contraire, dans le *P. denticulata*, ce sont les vaisseaux des branches de la fourche qui naissent d'abord, celui de la tige n'apparaît que plus tard. Les vaisseaux de cette fourche commencent à peu près en même temps que ceux des nervures latérales principales.

Placenta. — Comme dans l'*Anagallis arvensis* et le *Theophrasta macrophylla* Hort. (*Clavija grandis* Dcne), les vaisseaux du placenta se développent toujours avant ceux de la paroi ovarienne et du style. Ces vaisseaux placentaires commencent dans le corps même du placenta, plus haut que le sommet du pédicelle chez les *Primula officinalis* et *grandiflora*, ou un peu plus bas, vers la jonction du pédicelle et du corps placentaire, dans les *P. elatior* et *sinensis* ; ils descendent ensuite vers ceux du réceptacle, où un petit cône ou moignon vasculaire, composé de courtes cellules, les précède souvent et sert à leur insertion.

Ovaire et style. — Dans le *Primula sinensis*, les premiers vaisseaux se sont toujours montrés dans la moitié supérieure de la paroi ovarienne ; ceux du style apparaissent ensuite. Ces vaisseaux s'étendent seulement plus tard dans la partie inférieure de l'ovaire et gagnent ceux du réceptacle. Ce qui est constant dans le *P. sinensis* ne l'est pas dans le *P. denticulata*, où j'ai vu les premiers vaisseaux naître tantôt dans la partie supérieure de l'ovaire, tantôt dans le style.

Dans les *Primula officinalis*, *elatior* et *grandiflora*, quelques pistils m'ont aussi montré les vaisseaux commençant à la fois au sommet du style et à la partie supérieure de l'ovaire ; mais, chez ces plantes, les vaisseaux commencent ordinairement au sommet du style ou plutôt dans la base du stigmate. Là chaque faisceau vasculaire (il y en a de sept à neuf) se renfle en massue ou en cône renversé ; les vaisseaux descendent ensuite dans le style, puis dans la paroi de l'ovaire ; ils vont enfin s'insérer sur ceux du réceptacle par de courtes cellules vasculaires, comme il vient d'être dit.

Outre ces faisceaux principaux de la paroi ovarienne, dont

le nombre est variable et qui s'étendent du style au réceptacle, on en observe quelquefois, dans l'ovaire, de plus courts, qui leur sont interposés, et qui sont tout à fait libres par leurs deux extrémités [*P. japonica*, etc., voy. aussi l'*ovaire* (non le fruit) des *Cyclamen græcum* et *africanum*].

Le moment n'est pas encore venu de développer mes conclusions ; je ne les donnerai que plus tard, après avoir décrit d'autres types de l'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens. Je ferai remarquer seulement que, d'une part, les vaisseaux de la nervure médiane des feuilles paraissant les premiers, *et ceux des nervures latérales inférieures après ceux des supérieures*, que, d'autre part, les vaisseaux des placentas naissant *avant ceux de la paroi ovarienne*, il est impossible d'admettre que le pistil soit formé par des feuilles, dont le placenta serait une émanation.

III. — *Ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les bourgeons de* Lysimachia *et de* Ruta.[1]

Lysimachia. — Dans les deux paragraphes précédents, j'ai dit : 1° que les feuilles de l'*Anagallis arvensis* et celles des bourgeons les plus actifs des *Primula* cités m'ont fait voir que le premier vaisseau de la nervure médiane naît dans la lame ; que, s'allongeant ensuite par en haut et par en bas, il descend dans le pétiole, puis dans l'axe du bourgeon ; 2° que, dans des bourgeons moins vigoureux des *Primula*, on trouve à la fois un vaisseau qui descend de la feuille et d'autres vaisseaux qui montent de l'insertion du bourgeon ; 3° que, dans les bourgeons les moins actifs, où c'est surtout la base qui végète, les vaisseaux naissent d'abord au lieu d'insertion du bourgeon, montent dans l'axe de celui-ci et entrent ensuite dans les feuilles.

Des *Lysimachia* m'ont offert des faits non pas identiques, mais analogues.

(1) Lu à l'Académie des sciences le 1er octobre 1877.

Dans certains bourgeons axillaires du *Lysimachia* (*Steironema*) *ciliata*, le premier vaisseau des deux premières feuilles, hautes d'environ 1 millimètre, et insérées l'une à droite, l'autre à gauche, dans l'aisselle de la feuille axillante, commençait dans la moitié inférieure de la nervure médiane. Les plus courts de ces vaisseaux étaient situés un peu au-dessous du milieu de la hauteur de la feuille; d'autres, plus longs, occupaient presque toute la hauteur de cette moitié inférieure, dans d'autres feuilles, bien entendu ; mais ils n'arrivaient pas dans l'axe du bourgeon.

Dans des bourgeons moins vigoureux, hauts de $0^{mm},80$ à $1^{mm},05$, il y avait aussi un vaisseau, libre par ses deux bouts, dans la moitié inférieure de la feuille ; mais, en outre, il existait, près de chaque côté de la gouttière vasculaire de la feuille axillante, un vaisseau basilaire qui, dans quelques cas, n'atteignait pas encore l'axe libre du bourgeon, et qui, dans d'autres cas, montait dans cet axe libre, mais n'arrivait pas encore dans la feuille. Quelquefois le vaisseau basilaire existait seul, celui de l'intérieur de la feuille n'étant pas encore né. Enfin, dans d'autres bourgeons plus avancés, le vaisseau basilaire avait rejoint le vaisseau né dans la feuille même, et les deux n'en faisaient plus qu'un pouvant s'élever jusqu'au haut de la nervure médiane.

Dans le *Lysimachia nummularia* je n'ai trouvé que dans bien peu de bourgeons le premier vaisseau commençant dans la feuille. Une telle feuille n'avait que $0^{mm},30$ de hauteur. Dans la très grande majorité des cas, le premier vaisseau de chacune des deux premières feuilles des bourgeons axillaires naît dans l'aisselle même de la feuille axillante. Il y a donc là, de chaque côté, au-dessous du bourgeon, un petit vaisseau qui s'élève peu à peu, monte dans l'axe, puis dans la jeune feuille placée au-dessus. Quelquefois on trouve un état intermédiaire entre les deux cas précédents, c'est-à-dire que, pendant qu'un vaisseau monte de l'aisselle de la feuille axillante dans l'axe du bourgeon, une série de cellules vasculaires naît isolée dans la lame et se réunit ensuite au vaisseau qui monte.

Dans les bourgeons axillaires du *Lysimachia vulgaris*, le lieu de naissance du premier vaisseau est très souvent notablement différent. Au lieu de commencer dans la feuille, ou très bas, tout près du faisceau de la feuille axillante (ce qui arrive quelquefois, néanmoins, dans des bourgeons moins actifs), il débute plus haut, à la base de l'axe libre du bourgeon, de sorte que ce premier vaisseau a l'une de ses extrémités dans l'axe libre et l'autre dans le tissu d'insertion, c'est-à-dire dans la partie adhérente de ce bourgeon. Ce vaisseau, croissant ensuite par en bas et par en haut, descend à côté du faisceau axillant et monte dans la feuille superposée.

Les deux premières feuilles du bourgeon étant situées de chaque côté de la feuille axillante, les deux feuilles de la deuxième paire sont placées dans le plan perpendiculaire à celui des deux précédentes. Leur premier vaisseau naît aussi près de la limite de la partie libre et de la partie adhérente de l'axe, mais il est plongé davantage dans cette dernière ; il descend obliquement vers l'un des côtés du faisceau axillant, et monte après dans la feuille placée au-dessus de lui.

Les rameaux un peu trop avancés du *Bernardina salicifolia* (*L. ephemerum*), que j'ai eus à ma disposition, ne m'ont pas permis de voir naître le premier vaisseau des deux premières feuilles de chaque bourgeon ; mais j'ai constaté bon nombre de fois que le premier vaisseau des feuilles de la deuxième paire naît libre par ses deux bouts, exactement à la limite de la partie libre et de la partie adhérente de l'axe du bourgeon. Ce vaisseau descend ensuite vers l'un des côtés du faisceau axillant, tout en s'élevant dans la feuille à laquelle il est destiné. Cette nervure médiane s'insère donc d'abord d'un seul côté de l'aisselle, mais un peu plus tard une autre branche vasculaire se forme de l'autre côté, et donne lieu à une fourche renversée, mais plus courte que celle que j'ai signalée dans l'*Anagallis ;* une telle fourche renversée, bien plus allongée et plus étroite, existe aussi dans le *Lysimachia nummularia*. Il est probable qu'il en est de même dans le *Lysimachia vulgaris;* mais le défaut de matériaux convenables ne m'a

pas permis de m'en assurer. Cette fourche est plus tard masquée par des vaisseaux qui la couvrent.

L'insertion des feuilles est autre dans le *Lysimachia* (*Steironema*) *ciliata*. Chaque feuille est fixée sur la tige par trois faisceaux : le médian correspond à un angle aigu du losange que présente là la section transversale de la tige ; chaque faisceau latéral est uni par sa base au latéral correspondant de la feuille opposée, et leur faisceau basilaire commun correspond à un angle obtus du losange. J'ai vu le premier faisceau de la nervure médiane commençant dans la moitié inférieure de la feuille et se prolongeant seulement un peu dans l'axe. Plus tard il se trouve uni au faisceau sous-jacent, et il atteint par en haut le sommet de la feuille. Ce n'est que dans des feuilles un peu plus âgées que l'on trouve les vaisseaux latéraux basilaires ; ils montent de leur point d'insertion dans les côtés de la feuille et vont se relier aux nervures pinnées inférieures, quand elles se sont développées.

Les nervures pinnées principales apparaissent plus ou moins régulièrement du haut en bas de la feuille dans les *Lysimachia* nommés. C'est surtout dans le *Bernardina salicifolia*, où ces nervures sont beaucoup plus nombreuses, qu'elles naissent du sommet à la base avec plus de régularité. Le développement des nervures supérieures présente qnelque différence chez les espèces citées ; toutefois ces différences mêmes peuvent se rencontrer dans les feuilles de la même espèce. Voici ce qui a lieu.

Toujours la nervure médiane se renfle au sommet. De ce renflement naît d'ordinaire de chaque côté, chez les *Lysimachia vulgaris* et *nummularia*, un faisceau qui descend plus ou moins loin le long du bord correspondant de la lame, après quoi il s'incline vers la nervure médiane, qu'il rejoint directement ou par l'intermédiaire d'un rameau qui vient au-devant de lui, tandis qu'une branche vasculaire continue de suivre le bord de la feuille ; mais bientôt ce développement descendant s'arrête et les nervures marginales ne sont plus constituées que par les extrémités des nervures pinnées qui, se courbant

près de leur extrémité supérieure, vont s'ajouter à la nervure marginale, ainsi successivement prolongée de haut en bas.

Dans les *Bernardina salicifolia*, *Lysimachia* (*Steironema*) *ciliata* et même parfois dans le *L. nummularia*, un nombre variable de nervures pinnées se développent avant que la nervure marginale ait commencé à la partie supérieure de la feuille ; alors cette nervure marginale peut être formée tout entière par l'addition des nervures inférieures aux supérieures, comme il vient d'être dit.

Après que les nervures principales sont nées, il en apparaît de plus grêles entre elles, et celles-ci complètent le réseau vasculaire qui s'accroît même encore en dehors de la nervure marginale que je viens de mentionner.

Ruta. — J'ai dit, en 1853, dans mon *Mémoire sur la formation des feuilles*, que celle du *Ruta graveolens* appartient au type *basifuge*, c'est-à-dire dont les lobes ou folioles apparaissent de bas en haut, tandis que la feuille du *Melianthus major* appartient au type *basipète*. Si l'on s'en rapportait à l'aspect des feuilles externes des bourgeons stationnaires du *Melianthus*, on pourrait croire que cette plante se range aussi dans le type *basifuge ;* on peut y trouver, en effet, les folioles inférieures plus grandes que les supérieures. C'est que, ainsi que je l'ai fait observer déjà, dans les bourgeons qui ne s'allongent pas, la végétation est plus active en bas ; cependant, si l'on étudie les feuilles internes des mêmes bourgeons, on trouve que les plus jeunes ont les lobes supérieurs les plus développés. Pour juger la question, il faut avoir recours à des bourgeons très actifs. J'ai fait plusieurs fois la vérification. Je l'ai encore renouvelée cette année, au printemps et au mois de septembre, sur des pousses vigoureuses. Aucun doute ne peut subsister : ce sont bien les folioles ou lobes supérieurs qui naissent d'abord.

Cela dit, je reviens à mon sujet, le développement des vaisseaux dans les feuilles du *Ruta*. Je signale le *Ruta divaricata* de préférence au *Ruta graveolens*, parce que, dans la plante que j'ai eue à ma disposition, les bourgeons étaient plus vigoureux

et plus faciles à étudier. Des trois faisceaux que reçoit la feuille, c'est le médian qui apparaît le premier. Il commence dans l'axe, à quelque distance au-dessous de la feuille. Voici des exemples. Sous la quatrième feuille d'un bourgeon axillaire, haute de $0^{mm},30$ et ne présentant de chaque côté que deux lobes, il y avait dans l'axe un vaisseau libre par ses deux bouts ; il n'entrait pas encore dans la feuille, près de la base de laquelle il arrivait cependant, mais il descendait déjà à $0^{mm},95$ au-dessous, à côté du faisceau médian de la feuille axillante. Sous la troisième feuille du même bourgeon, haute de $0^{mm},35$, le premier vaisseau montait déjà dans le pétiole et descendait dans l'axe à $1^{mm},20$ au-dessous de la base de cette feuille. Sous une autre feuille d'un autre bourgeon, haute de $0^{mm},45$, le premier vaisseau, qui n'arrivait pas dans cette feuille, descendait dans l'axe à $1^{mm},25$ au-dessous de celle-ci. Le premier vaisseau d'une autre feuille, haute de $0^{mm},55$, montait en elle jusqu'au niveau du lobe inférieur, et descendait dans l'axe jusqu'à $2^{mm},35$. J'ai vu un vaisseau primordial destiné à la nervure médiane d'une feuille haute de $0^{mm},50$, et qui, sans arriver encore à la base de cette feuille, descendait à $3^{mm},30$ au-dessous de celle-ci, et là il était uni par sa base à un faisceau voisin.

Ces premiers vaisseaux ou jeunes fascicules vasculaires, s'ils appartiennent à la première ou à la deuxième feuille d'un bourgeon axillaire, descendent entre le faisceau médian de la feuille axillante et le faisceau d'une feuille de même ordre que celle-ci et placée plus haut. Si, au contraire, le premier vaisseau examiné n'est pas celui de la première ou de la deuxième feuille d'un bourgeon, il descend entre le faisceau médian de la feuille axillante et le faisceau de la jeune feuille qui l'a précédé du même côté de ce faisceau médian axillant.

Ces premiers vaisseaux, en avançant en âge, se doublent d'autres vaisseaux, d'abord dans leur partie la plus vieille. En s'allongeant par en bas, ils finissent par s'unir à un des faisceaux voisins, mais à des distances très variables. On en trouve qui le font à $1^{mm},50$, à $3^{mm},30$, à $10^{mm},00$ et beaucoup plus

bas. Ces vaisseaux descendants se développent quelquefois par fragments distants les uns des autres. Au-dessous d'un tel vaisseau descendant, on en trouve parfois un autre inséré par sa base sur un faisceau adjacent ; il semble venir au-devant de celui qui descend ; il est dans sa direction, et n'en est quelquefois séparé que par une courte distance. J'en ai rencontré qu'un intervalle de $0^{mm},40$ seulement séparait ; d'autres étaient éloignés de quelques millimètres (de $4^{mm},15$ dans un cas). Ils étaient évidemment destinés à se joindre plus tard.

Quand ce premier vaisseau de la nervure médiane a acquis une certaine longueur, le premier vaisseau d'un faisceau latéral naît à petite distance de chaque côté. Il commence de même dans l'axe et s'allonge aussi par en haut et par en bas. Il y en a qui ont déjà $0^{mm},90$ et $1^{mm},25$ de longueur et qui ne pénètrent pas encore dans la base de la feuille à laquelle ils doivent appartenir. En grandissant, ce vaisseau ou jeune faisceau latéral monte dans le pétiole, et entre d'ordinaire dans le lobe inférieur du côté correspondant. On le trouve souvent relié au médian par un rameau oblique à l'intérieur du pétiole. Quelquefois ce vaisseau latéral n'arrive pas jusqu'au lobe inférieur de la feuille, il se termine en s'unissant au médian ; alors c'est un rameau de celui-ci qui entre dans le lobe inférieur. C'est aussi le faisceau médian du pétiole qui envoie des rameaux aux lobes supérieurs pour en constituer les nervures médianes ; mais assez fréquemment un vaisseau simple d'abord, ensuite fourchu au sommet, se forme près du haut du lobe et descend vers le rameau qui monte de la nervure médiane du pétiole, et s'unit à lui.

Je ne puis décrire en détail le système vasculaire de cette feuille ; je dirai seulement qu'en avançant en âge les faisceaux latéraux du pétiole sont pourvus de rameaux qui se répartissent autour d'un centre médullaire, mais de façon que ceux du milieu de la face antérieure sont les plus grêles. Un état analogue est produit à un degré moindre dans les pétioles secondaires les plus forts. Dans les plus faibles, il n'y a qu'un arc de trois faisceaux.

Bien que les divisions de la feuille apparaissent de bas en haut sur les côtés du rachis, les nervures pinnées des lames et celles qui leur sont interposées naissent de haut en bas de chacune d'elles, de sorte que tout le réseau vasculaire se développe ainsi successivement du sommet à la base. Il est déjà très compliqué dans la partie supérieure, quand il n'est pas encore ébauché dans la région inférieure.

Les faits qui précèdent confirment ce que j'ai dit en 1847, en traitant de l'*origine des bourgeons adventifs*. N'est-il pas évident que les vaisseaux basilaires qui naissent dans l'aisselle de la feuille axillante, ou dans la partie adhérente de l'axe du bourgeon, sont de l'ordre de ceux qui se dévelopent sur la bouture, dans le tissu basilaire ou d'insertion des jeunes bourgeons aventifs? J'ai montré, contrairement à la théorie *phytonienne*, c'est-à-dire celle de l'individualité des feuilles, que ce sont ces vaisseaux, dits par l'auteur *radiculaires*, qui naissent les premiers dans les boutures citées, et que ces vaisseaux, en se modifiant, se prolongent ensuite dans les feuilles. Plus tard je fis voir comment, sur place, par des cellules multipliées horizontalement, les vaisseaux du corps ligneux s'allongent de haut en bas, sous l'influence du suc nutritif descendant. J'admettais donc, dès cette époque, que des vaisseaux s'allongent par en haut et par en bas. J'indiquai même des circonstances où des vaisseaux semblent monter et aller au-devant de ceux qui descendent.

On verra que tous les faits qui précèdent et ceux que je décrirai plus loin sont en harmonie avec ce que j'ai dit de la formation des vaisseaux, dans l'exposition de mes expériences sur l'accroissement en diamètre des végétaux dicotylédonés.

IV. — *Ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les bourgeons de quelques Légumineuses* (1).

Quelques Légumineuses m'ont donné des résultats non moins intéressants que ceux que j'ai déjà décrits. Les unes appartiennent au type de formation *basipète* des feuilles : ce sont des *Lupinus ;* les autres au type *basifuge :* ce sont l'*Astragalus vimineus* et le *Galega officinalis*. Ces plantes ont les feuilles attachées à la tige par trois faisceaux, et de ceux-ci c'est d'ordinaire le médian qui apparaît d'abord ; les deux latéraux ne se montrent qu'ensuite.

Lupinus. — Chez les diverses espèces étudiées, le premier vaisseau ne commence pas au même endroit : 1° dans les unes, je l'ai trouvé débutant dans la partie libre de l'axe ou dans la partie adhérente du bourgeon axillaire, plus ou moins loin de la base de la feuille à laquelle il doit appartenir (*L. albus*, *varius*, *nanus*, *pubescens*) (2) ; 2° dans les autres espèces, j'ai vu le premier vaisseau de la nervure médiane commencer tantôt dans le pétiole, tantôt dans l'axe libre ou adhérent (*L. mutabilis*, *Hartwegii*, *arboreus*, *hirsutus*, *succulentus*).

Dans le *Lupinus hirsutus*, je ne l'ai trouvé que peu de fois naissant dans le pétiole ; le plus souvent il commençait dans l'axe libre ou à la limite de l'adhérence du bourgeon axillaire. La variation est plus fréquente dans le *L. mutabilis*, où j'ai observé un assez grand nombre de fois cette apparition du premier vaisseau ou dans l'axe ou dans le pétiole.

A part ce lieu d'origine différent, les autres phénomènes généraux sont à peu près les mêmes dans les espèces citées. J'ai souvent surpris tout à fait à son début, réduit à quelques cellules (à 4, 3, 2 et même assez fréquemment à une seule), le premier vaisseau, soit de la nervure médiane, soit des deux faisceaux latéraux basilaires.

(1) Lu à l'Académie des sciences les 22 octobre, 12 novembre et 17 décembre 1877.

(2) Je ne prétends pas qu'il en soit toujours ainsi dans ces plantes ; je veux dire seulement que telles ont été mes observations.

Que ce vaisseau de la nervure médiane commence dans le pétiole ou dans l'axe, il s'allonge ensuite par en haut et par en bas. On le trouve souvent représenté par deux fragments séparés, un dans l'axe, l'autre dans le pétiole ; ils s'unissent plus tard. Très souvent un seul vaisseau est étendu de la base de l'axe libre au sommet du pétiole ; parfois même ce vaisseau simple s'avance déjà dans la partie adhérente de l'axe, et peut descendre à 2 et 3 millimètres au-dessous de la base libre du bourgeon avant de se ramifier dans les folioles (*L. albus, nanus*). Il arrive même, quand le vaisseau primordial commence dans l'axe, qu'il peut s'étendre assez loin par en bas, avant de monter dans le pétiole de la feuille placée au-dessus. Le *Lupinus nanus* m'a donné un cas curieux de cette nature. Sous la deuxième feuille d'un bourgeon, haute de $0^{mm},30$, et qui ne contenait pas de vaisseau, il y avait, tout à la base de l'axe libre, un très court fragment de vaisseau (d'environ $0^{mm},06$), et, à $0^{mm},06$ plus bas, dans son prolongement à l'intérieur de l'axe adhérent, était un autre fragment de vaisseau long de $2^{mm},50$, qui descendait parallèlement au faisceau médian de la feuille axillante, et, à $0^{mm},50$ plus bas encore, était un troisième fragment long de $0^{mm},70$; de sorte que, au-dessous d'une feuille de $0^{mm},30$ de hauteur, dépourvue de production vasculaire, il y avait déjà dans l'axe une ébauche de vaisseau sur une longueur de $3^{mm},82$.

Sous une feuille du *Lupinus Hartwegii*, haute de $0^{mm},67$, qui ne contenait pas non plus de vaisseau, il en existait un qui montait de $0^{mm},15$ dans l'axe libre, et qui descendait de $0^{m},45$ dans l'axe adhérent. Le *L. varius* m'a fréquemment donné des cas où le vaisseau médian, né dans l'axe, se prolongeait simple à la fois par en bas plus ou moins loin dans l'axe adhérent, et par en haut jusqu'au sommet du pétiole et même dans la foliole supérieure. Mais, dans quelques espèces, il est assez fréquent que le vaisseau médian, qu'il sera mieux d'appeler *médian dorsal*, à cause de la constitution du pétiole, que j'indiquerai tout à l'heure, envoie des ramifications dans les nervures médianes des folioles les plus âgées, avant de des-

cendre au-dessous de l'axe libre. Quand il s'est ainsi ramifié dans les folioles, il s'allonge par en bas dans la tige mère, et y descend plus ou moins loin avant de s'unir à un faisceau voisin. Il est vrai que souvent il est déjà doublé de quelques vaisseaux dans sa partie la plus âgée. J'ai noté, entre autres, un tel fascicule du *Lupinus nanus* s'alliant au médian de la feuille axillante à $3^{mm},45$ au-dessous de la base libre du bourgeon; un autre d'une très jeune plante de *L. hirsutus* s'unissant à un latéral de la feuille axillante au bas du mérithalle précédent, à un peu plus de 10 millim. au-dessous de la feuille à laquelle il appartenait, et il est bon de le remarquer, cette feuille n'avait que $1^{mm},65$ de hauteur. Le faisceau de la deuxième feuille du même bourgeon descendait aussi à près de 10 millim. de son point de départ, mais il était encore libre par son extrémité inférieure. Enfin, les nervures médianes des deux premières feuilles, hautes d'environ $2^{mm},85$, d'un bourgeon de *Lupinus mutabilis*, formées de quelques vaisseaux dans leur partie la plus âgée, et d'une série simple de cellules vasculaires dans la plus grande partie de leur longueur, descendaient jusqu'à $22^{mm},80$, où elles s'unissaient, exactement à la même hauteur, chacune à un faisceau voisin.

Nous avons vu que les premiers vaisseaux des nervures médianes des folioles partent ordinairement du sommet du premier vaisseau pétiolaire, qui là se double auparavant de quelques cellules vasculaires. Dans quelques cas, cependant, plus souvent à l'intérieur des folioles antérieures que des dorsales, j'ai vu le premier vaisseau des nervures médianes commencer loin de leur insertion, quelquefois par deux fragments, et se mettre plus tard seulement en rapport avec les vaisseaux du sommet du pétiole (*L. hirsutus*, *mutabilis*, *nanus*).

Après que le premier vaisseau ou fascicule vasculaire est monté dans le pétiole, qu'il se soit ou non déjà ramifié dans les folioles, et qu'il est descendu dans l'axe, et même parfois étendu par en bas plus ou moins loin parallèlement au faisceau axillant, il est produit, vers le bas de l'axe libre, ou dans la partie adhérente de l'axe, ou plus haut sous la stipule

(*L. nanus*, *varius*), à petite distance du médian et de chaque côté de lui, un vaisseau simple ou un fascicule d'abord court, qui descend parallèlement à ce médian, ou qui un peu plus bas s'unit à lui par son extrémité inférieure. Il débute aussi parfois par deux ou trois fragments.

Ce vaisseau ou fascicule latéral ne monte qu'exceptionnellement jusqu'en haut du pétiole ; ordinairement il s'arrête un peu au-dessus de la base de celui-ci, où il finit en s'alliant avec le faisceau médian. Après avoir opéré cette jonction par son extrémité supérieure, ou assez souvent, dans quelques plantes, avant de l'avoir effectuée (*L. nanus*, etc.), il reçoit le vaisseau médian de la stipule correspondante, lequel est primitivement libre à l'intérieur de celle-ci (*L. mutabilis*, *albus*, *nanus*, *hirsutus*). C'est pour cela que je crois devoir appeler ce faisceau basilaire *faisceau latéral substipulaire*, ou simplement *faisceau substipulaire*. Il y en a, ai-je dit, un de chaque côté.

Par en bas, on trouve souvent que l'un de ces deux latéraux basilaires s'insère sur le médian à petite distance au-dessous de l'axe libre du bourgeon (*L. albus*, *Hartwegii*, *nanus*), tandis que l'autre reste libre et quelquefois se bifurque en descendant (*L. mutabilis*), ce que fait aussi le médian dans quelques cas.

Le *Lupinus nanus* m'a offert une fois une disposition exceptionnelle, consistant en ce que l'un des faisceaux substipulaires d'une feuille allait s'insérer sur l'un des substipulaires d'une feuille voisine.

J'ai dit que le vaisseau ou le fascicule substipulaire ne monte qu'exceptionnellement dans la partie supérieure du pétiole : alors il va s'unir à la base du médian d'une foliole latérale ou de deux en se divisant ; mais, dans les cas ordinaires, où son extrémité supérieure rejoint le médian primaire de la feuille dans la partie inférieure du pétiole, il émet dans cette région une branche qui monte dans le côté correspondant du pétiole, et va se réunir aussi au faisceau d'insertion d'une ou de deux folioles ; mais fréquemment, pendant que cette branche vasculaire monte, on en voit une qui, partant de la base des folioles

latérales du même côté, descend vers elle et la rejoint plus tard. Comme cela s'opère sur les deux côtés du pétiole, celui-ci possède alors deux faisceaux latéraux, mais il peut s'en développer d'autres ultérieurement. En effet, ce premier latéral d'un côté donné peut se bifurquer à son tour dans sa partie inférieure, et la branche qu'il donne va aussi au-devant d'une autre branche qui descend du sommet du pétiole. Ce n'est pas tout. Le vaisseau ou fascicule rudimentaire qui est descendu de chaque stipule peut se ramifier également. Il part de sa partie inférieure une branche qui le relie à la partie supérieure du latéral précédent ou à l'insertion des faisceaux des folioles. J'ai aussi trouvé ce faisceau latéral secondaire en voie de se ramifier. Dans un cas, le nouveau rameau était composé de trois fragments : l'intérieur formait une fourche sur le précédent ; le fragment supérieur s'insérait par en haut sur la base d'un faisceau foliolaire ; le fragment moyen était libre entre les deux autres. C'est par de telles multiplications successives des faisceaux que le pétiole âgé du *Lupinus mutabilis* se trouve avoir une zone circulaire de faisceaux de grosseur variable, tous orientés vers le centre de l'organe. C'est surtout de ce *Lupinus mutabilis* que j'ai obtenu ces divers exemples de la ramification des faisceaux latéraux du pétiole.

Dans la feuille adulte, ces divers faisceaux sont reliés entre eux au sommet du pétiole, et y forment au-dessus de la région centrale un lacis souvent en forme de croissant, avec la convexité en arrière, duquel divergent les faisceaux des folioles (*Lupinus mutabilis*, *luteus*, *hirsutus*, *albus*, etc.). Ce lacis terminal du pétiole existe même dans les feuilles où cet organe reste avec trois faisceaux, le médian et les deux latéraux.

Quand les nervures médianes des folioles ont été produites, comme il a été dit plus haut, soit par des rameaux vasculaires montant du sommet du pétiole, soit par des cellules vasculaires commençant dans la foliole même, et se mettant ensuite en rapport avec les vaisseaux pétiolaires, ces nervures médianes se renflent au sommet en une sorte de masque vasculaire plus ou moins prononcée. Ce n'est ordinairement qu'après que ce

renflement terminal s'est manifesté, que l'on voit naître les premières nervures latérales pinnées. J'ai toujours vu celles-ci apparaître d'abord dans la moitié supérieure ou dans le tiers supérieur de la foliole. Il ne s'en développe que plus tard dans la moitié inférieure, et c'est la base qui en est la dernière pourvue (*Lupinus mutabilis*, *hirsutus*, *albus*, *luteus*, *succulentus*). Ces premières nervures latérales s'unissent entre elles, à quelque distance du bord de la lame, par des branches terminales divergentes. Elles reçoivent ensuite des rameaux d'ordre inférieur qui complètent le réseau vasculaire. J'ai quelquefois trouvé le réseau déjà assez compliqué dans la partie supérieure de la foliole avant que les latérales principales soient nées dans la partie inférieure.

Astragalus. — Dans les bourgeons de *Galega officinalis*, le premier vaisseau commence dans l'axe, au-dessous de chaque feuille, ainsi que je le décrirai un peu plus loin avec détail. Au contraire, dans les bourgeons de l'*Astragalus vimineus* et dans ceux du *Styphnolobium japonicum* (pleureur), j'ai vu le premier vaisseau débuter dans la feuille même, près de la base de celle-ci, vis-à-vis des folioles inférieures. Cette dernière circonstance a besoin de quelques mots d'explication. On pourrait se demander comment, dans une feuille *à formation basifuge*, c'est-à-dire dont les parties se forment de bas en haut, le premier vaisseau, qui naît près des folioles inférieures, peut se trouver près de la base de la feuille. Les folioles inférieures, pourrait-on dire, ont au-dessous d'elles, à l'état parfait, un pétiole assez long ; si les folioles inférieures sont à la base de la feuille, à l'époque de l'apparition du premier vaisseau, les parties de cette feuille ne se forment donc pas toutes de bas en haut. Cette conclusion serait erronée pour deux raisons : 1° on oublierait que les divers types de formation des feuilles ne concernent que l'*ordre d'apparition des parties externes* ou mieux *des divisions de la feuille* (*folioles*, *lobes* ou *dents*) ; et puis 2°, quand apparaît le premier vaisseau, et même avant que les folioles inférieures se montrent, les stipules

existent déjà (1), par conséquent la feuille est complète par en bas. Si les folioles inférieures, qui apparaissent les premières, sont près de la base de l'organe, c'est que le pétiole, qui n'est que le premier entre-nœud de la feuille, est si court qu'il semble nul, comme les autres entre-nœuds qui séparent les folioles. Bien que toutes celles-ci soient contiguës dans la jeunesse, on ne saurait pourtant soutenir que les entre-nœuds n'existent pas. D'ailleurs leur allongement s'effectue, dans notre plante, successivement, du bas de la feuille à son sommet, suivant l'ordre d'apparition des folioles. Ce point théorique expliqué, je reviens au développement des vaisseaux.

Des feuilles hautes de 0mm,50 à 0mm,55, déjà pourvues de sept à huit rudiments foliolaires de chaque côté, peuvent ne pas encore posséder de vaisseau, tandis que d'autres feuilles de même hauteur en peuvent montrer déjà. C'est ainsi qu'une feuille élevée de 0mm,55 offrait un court vaisseau qui ne descendait pas tout à fait à la base de la feuille, et qui par en haut ne dépassait pas la troisième foliole. Dans d'autres feuilles, hautes de 0mm,50 à 0mm,60, le vaisseau montait jusqu'à la cinquième ou à la septième foliole sans s'être prolongé par en bas. Je n'ai trouvé qu'une fois le jeune vaisseau composé de deux fragments : le plus long était situé vis-à-vis des quatre folioles inférieures, le plus court vis-à-vis de la septième. La feuille avait dix folioles rudimentaires de chaque côté. Dans une feuille haute de 0mm,75, qui avait onze folioles sur chaque rang (les feuilles de cette plante ont deux rangées de folioles de sept à vingt et une chacune), le premier vaisseau montait jusqu'à la neuvième, et par en bas ne descendait pas au-dessous de la deuxième. Dans d'autres cas rares, au contraire, le vaisseau n'allait pas par en haut au delà de la troisième ou de la quatrième foliole, et déjà il descendait un peu au-dessous de

(1) Près d'une feuille haute de 0mm,16, bien avant l'apparition des premiers rudiments foliolaires, les stipules avaient une hauteur à peu près égale à celle de la feuille. On peut quelquefois les voir commencer de chaque côté d'une feuille haute de 0mm,05 à 0mm,06.

la base de la feuille. Ordinairement le vaisseau monte plus haut avant de dépasser la base.

Dans les feuilles où le premier vaisseau, qui est le médian du rachis, est descendu plus ou moins loin au-dessous de la base de la feuille, on voit dans l'axe, à quelque distance de chaque côté, un court vaisseau arqué, à concavité tournée vers le médian : c'est le commencement du faisceau latéral substipulaire. Par son extrémité supérieure, ce vaisseau se dirige vers le médian, auquel il aboutit près de la base de la feuille, après avoir donné insertion aux vaisseaux stipulaires et au premier latéral rachidien du côté correspondant. Par en bas, il descend isolément dans l'axe, ou peut, avec son homologue de l'autre côté, se réunir à quelque distance au prolongement du médian.

Quand le vaisseau médian du rachis est arrivé par en haut à la foliole terminale, les vaisseaux des nervures médianes des folioles latérales naissent le plus fréquemment à son contact, et s'avancent ensuite à l'intérieur de celles-ci. Ceux des folioles inférieures paraissent d'abord, excepté assez souvent celui de la première et quelquefois celui de la deuxième et de la troisième, qui ne se montrent alors que plus tard, bien que les folioles d'en bas soient les premières apparues. C'est sans doute, comme cela arrive fréquemment, quand la nervure médiane de ces folioles ne s'insère que sur le faisceau latéral rachidien, qui naît postérieurement et dont je vais m'occuper.

C'est après que les premiers vaisseaux des nervures médianes des folioles sont formés, ou pendant que ceux des folioles supérieures apparaissent, que débute ce faisceau latéral rachidien. Son premier vaisseau commence près des folioles inférieures, à peu près comme a débuté le médian, ou un peu plus bas, vers le haut du pétiole, qui déjà s'est un peu allongé. Ce vaisseau ou jeune faisceau s'étend ensuite par en haut et se met en rapport avec les folioles, tandis que par en bas il descend dans le pétiole et va s'insérer à la base de celui-ci sur le faisceau substipulaire, ordinairement avant que ce dernier soit allié au médian par son extrémité, ce qu'il fait bientôt après.

Quand ce faisceau latéral du rachis s'est mis en communication avec les nervures médianes des folioles du même côté, celles-ci sont vasculairement insérées à la fois sur ce faisceau latéral et sur le médian. Par conséquent, chaque nervure médiane des folioles se termine inférieurement d'ordinaire par une fourche; la branche qui s'attache au faisceau latéral est très courte; celle qui se fixe sur le médian est plus longue. Elle s'allonge encore, et devient très oblique pendant l'extension de la feuille en longueur.

Cette double insertion vasculaire des folioles étant établie, de nouveaux faisceaux longitudinaux plus grêles naissent dans le rachis entre les précédents. Leur nombre varie de un à trois, de chaque côté, sur les coupes transversales. Ils mettent en communication, les uns avec les autres, les faisceaux obliques qui attachent les folioles au médian du rachis.

Après que le faisceau vasculaire des nervures médianes des folioles est ébauché, et qu'il s'est un peu renflé en haut de celles-ci, les vaisseaux des nervures latérales pinnées se forment. Ils commencent ordinairement dans quelqu'une des nervures latérales de la partie supérieure de chaque foliole, et ensuite seulement dans la partie inférieure. Mais leur apparition dans la série des folioles ne suit pas nécessairement l'*ordre de formation basifuge* de celles-ci; elle coïncide avec l'*ordre de leur extension*.

L'accroissement plus grand et plus prompt que prennent les folioles moyennes, au moins fort souvent, pourrait faire croire *à une formation mixte*, analogue à celle que j'ai signalée en 1853 dans certaines feuilles; mais il n'en est pas ainsi. Les folioles de l'*Astragalus vimineus* apparaissent réellement de bas en haut, comme l'élongation du pétiole et des autres entre-nœuds du rachis s'effectue aussi de bas en haut, comme également se forme le premier vaisseau de ce même rachis, qui naît près des folioles inférieures et s'allonge graduellement de la base au sommet, où il pénètre finalement dans le rudiment de la foliole terminale.

Le plus grand accroissement des folioles moyennes n'est

donc pas une conséquence de leur ordre d'apparition ou de naissance. Cet accroissement plus grand et précoce existant, on conçoit qu'il influe sur l'ordre de formation des vaisseaux qui naissent après sa manifestation. Il n'est donc pas bien surprenant que les folioles qui s'accroissent les premières produisent aussi les premières les vaisseaux de leurs nervures latérales pinnées. Elles en peuvent présenter déjà dans plusieurs nervures, quand les folioles inférieures et les supérieures en sont encore dépourvues. On peut le vérifier facilement, et reconnaître que ce sont les *folioles latérales supérieures* qui, les dernières, montrent les premiers vaisseaux de leurs nervures pinnées. Elles sont en cela précédées par la foliole terminale qui, elle-même, en retard à cet égard par rapport aux folioles moyennes, l'est quelquefois aussi par rapport aux folioles inférieures. Cependant il m'est arrivé de trouver que la foliole inférieure n'ayant de vaisseaux que dans deux nervures du même côté de sa moitié supérieure, les folioles moyennes en ayant dans six nervures, réparties dans les trois quarts supérieurs de leur hauteur; les folioles latérales d'en haut n'en ayant que dans une seule nervure, la foliole terminale en avait dans quatre.

Cela m'amène à la discussion d'un point controversé. Il s'agit de savoir quel est l'ordre de formation de la foliole terminale. Précède-t-elle toutes les autres parties de la feuille, comme le croient quelques botanistes? Je n'hésite pas à répondre *non*, et voici comment je le prouve :

J'ai dit, en 1853, que dans la feuille du *Galega officinalis* et autres feuilles composées *à formation basifuge*, ce n'est pas la foliole terminale qui naît la première, que c'est le rachis, sur lequel les folioles apparaissent ensuite de bas en haut. Ce jeune rachis étant creusé longitudinalement à sa face supérieure, avant l'apparition des rudiments des folioles, a été pris pour la foliole terminale.

Si la foliole terminale naissait la première, elle formerait à l'extrémité de la jeune feuille une lame qui aurait une dimension minimum à peu près constante, toujours plus petite évi-

demment que la foliole terminale de la feuille plus âgée qui l'a précédée, qui a toutes ses folioles et qui a déjà grandi. Il n'en est point ainsi. Le sommet entier qui surmonte les folioles latérales en voie de multiplication, et mieux encore l'organe entier qui précède les folioles latérales, est trouvé, pris à un âge assez avancé, beaucoup plus long que la foliole terminale de la feuille plus âgée voisine, qui a toutes ses folioles, laquelle foliole terminale s'est déjà accrue. Ce sommet entier de la très jeune feuille, ou cet organe entier déprimé ou creusé en gouttière à sa face supérieure, n'est donc pas la foliole terminale, c'est le rachis, qui, à tous les âges, reste canaliculé.

Voici quelques mesures qui confirment ma conclusion. Elles ont été données par l'*Astragalus vimineus :*

		mm
1er BOURGEON..	Jeune feuille haute de 0mm,52, en voie de produire ses folioles, dont elle a déjà sept rudiments latéraux sur le côté visible, a le sommet entier haut de....	0,23
	La feuille plus âgée voisine, haute de 0mm,87, a sa foliole terminale déjà grandie, haute de.........	0,13
2e BOURGEON..	Jeune feuille haute de 0mm,40, n'ayant encore que quatre rudiments foliolaires, a son sommet entier haut de	0,20
	La feuille plus âgée voisine, haute de 0mm,75, a sa foliole terminale haute de.....................	0,09
3e BOURGEON..	Jeune feuille qui n'a encore qu'un rudiment foliolaire latéral, a son sommet entier haut de............	0,25
	La feuille plus âgée voisine, haute de 0mm,75, a sa foliole terminale haute de.....................	0,10
4e BOURGEON..	Jeune feuille qui n'a pas encore de rudiments foliolaires latéraux a..........................	0,25
	La feuille plus âgée voisine, haute de 0mm,70, a sa foliole terminale haute de.....................	0,14
5e BOURGEON..	Jeune feuille, haute de 0mm,35, ayant cinq rudiments de folioles, a le sommet haut de...............	0,18
	La feuille plus âgée voisine, haute de 0mm,65, a sa foliole terminale de..........................	0,10
6e BOURGEON..	Jeune feuille qui n'a pas encore de rudiments de folioles, et haute de............................	0,23
	La feuille voisine plus âgée a le sommet entier haut de.......................................	0,14
7e BOURGEON..	Jeune feuille, encore sans rudiments foliolaires, est haute de	0,32
	La feuille plus âgée voisine, haute de 0mm,67, encore en voie de multiplication des folioles, a le sommet entier haut de............................	0,21

N'est-il pas évident par là que la foliole terminale n'est ébauchée qu'après les autres? Si, pour sa nervation, elle est un peu plus avancée que les folioles immédiatement voisines, c'est sans doute parce que sa nervure médiane est la terminaison du rachis et que, comme telle, elle a un peu d'avance sur les dernières folioles auxquelles celui-ci vient de donner naissance latéralement. Mais il est bien clair qu'avant l'ébauche de ces folioles latérales supérieures elle n'existait pas comme foliole, puisque, dans tous les exemples cités, le sommet entier de la jeune feuille était beaucoup plus long que ne l'était la foliole terminale d'une feuille plus âgée, qui avait toutes ses folioles et qui s'était déjà accrue.

Il est manifeste aussi que plus une feuille *à formation basifuge* a de folioles latérales, plus l'apparition de la foliole terminale est en retard sur celle des folioles inférieures. Par conséquent, pour juger la question, il importe de prendre les plantes dont les feuilles ont le plus grand nombre de folioles latérales.

Je ferai remarquer, en terminant, qu'il ne faut pas confondre la constatation de la faible avance qu'a la formation des nervures de la foliole terminale sur la formation des nervures des folioles latérales supérieures, avec l'opinion qui veut que cette foliole terminale soit née avant toutes les autres parties de la feuille, avant le rachis lui-même.

GALEGA. — Dans les bourgeons du *Galega officinalis*, j'ai vu les premiers vaisseaux commencer dans l'axe. Sous des feuilles de $0^{mm},38$ à $0^{mm},45$, mesurées à partir de leur aisselle, le premier vaisseau, qui devait appartenir au faisceau médian dorsal du pétiole de la feuille adulte, commençait plus bas que l'aisselle de la jeune feuille, par conséquent dans la partie axile du bourgeon. Ce vaisseau, courbé en arc sur sa face externe, pour suivre le sinus rentrant de la surface de la tige au dessous de la feuille, n'avait que $0^{mm},15$ à $0^{mm},30$ de longueur. Les faisceaux substipulaires n'étaient pas encore apparents près de quelques-unes de ces feuilles, qui n'avaient que trois ou quatre mamelons foliolaires à leur base, sur le côté

visible ; mais, sous d'autres de ces jeunes feuilles, un premier vaisseau du faisceau substipulaire commençait déjà de chaque côté ; il formait un petit arc dont la concavité était tournée vers le vaisseau médian. Dans un seul cas, j'ai trouvé, de chaque côté de la base d'une feuille, l'arc vasculaire du faisceau substipulaire commençant avant que le premier vaisseau du médian existât.

Pendant que ce vaisseau du faisceau médian s'allonge par en haut dans le rachis, et par en bas dans l'axe, l'extrémité du vaisseau substipulaire descend aussi dans l'axe et s'allie souvent au médian. Son extrémité supérieure se comporte diversement en atteignant la base du pétiole. Après avoir donné insertion à la nervure médiane de la stipule placée au-dessus et à un ou deux vaisseaux latéraux de celle-ci (1), ce vaisseau ou jeune faisceau substipulaire peut monter dans le côté correspondant du pétiole, et entrer dans la foliole inférieure ou dans la deuxième, la troisième et la quatrième foliole, ou bien c'est seulement un rameau de lui qui se comporte ainsi. S'il aboutit à la troisième ou à la quatrième foliole, les folioles inférieures lui sont unies vasculairement un peu plus tard ; mais il arrive aussi qu'avant qu'il monte dans le pétiole, ou pendant qu'il monte, ou un rameau de lui, il se fait dans le rachis, vis-à-vis de l'insertion de chacune des deux, trois ou quatre folioles inférieures, un petit vaisseau courbe libre par ses deux bouts. Le bout supérieur est dirigé vers la foliole correspondante, dans laquelle il s'avance plus tard ; le bout inférieur est dirigé par en bas. Alors ces petits vaisseaux courbes, croissant par leur extrémité inférieure, s'ajoutent les

(1) D'autres nervures naissent à l'intérieur des stipules. Il n'est pas rare de trouver libres par les deux bouts les premiers vaisseaux de quelques-unes des nervures secondaires principales. Ces nervures sont à peu près parallèles à la médiane, qui naît d'abord, et elles s'insèrent sur le vaisseau substipulaire ou sur une de ses branches. Elles sont assez nombreuses, à peu près parallèles entre elles et ramifiées par en haut une, deux ou trois fois ; elles peuvent être trouvées reliées les unes aux autres, près du bord, par les extrémités de leurs rameaux terminaux. Les lobes de la base de chaque stipule reçoivent aussi quelques ramules vasculaires des branches des nervures inférieures.

uns aux autres et constituent ainsi une partie du premier faisceau latéral rachidien, qui est ensuite reliée au faisceau substipulaire sous-jacent, directement ou par l'intermédiaire d'un rameau qui peut monter comme je l'ai dit.

Quand les premiers vaisseaux des nervures médianes des folioles inférieures commencent ainsi par un vaisseau courbe, à distance du vaisseau dorsal primitif, ces nervures médianes restent d'ordinaire ultérieurement isolées du faisceau dorsal. Mais il arrive assez fréquemment aussi que le premier vaisseau des nervures médianes des folioles inférieures s'insère d'abord sur le médian dorsal du rachis, comme le fait toujours celui des folioles supérieures, qui pourtant quelquefois commence également à distance de ce médian dorsal, mais par un vaisseau droit.

Quand les paires de folioles sont en petit nombre, il arrive assez fréquemment de trouver, *dans les jeunes feuilles*, que le premier vaisseau de la nervure médiane de la foliole inférieure d'un côté de la feuille s'insère seulement sur un latéral, qui est alors courbé en crochet pour entrer en elle, tandis que le premier vaisseau de la nervure médiane de la foliole inférieure de l'autre côté de la feuille s'insère sur le médian du rachis.

L'insertion de la nervure médiane des folioles inférieures sur le médian rachidien a lieu quelquefois avant qu'aucun vaisseau ou faisceau latéral ait apparu dans le rachis. Dans ce cas, on peut voir plus tard le premier faisceau latéral rachidien commencer par un court vaisseau près des folioles inférieures, comme je l'ai dit pour l'*Astragalus vimineus*. Ce premier vaisseau latéral, d'une part descend s'insérer sur le faisceau substipulaire, d'autre part monte dans le rachis, souvent sans communiquer d'abord avec les folioles avec lesquelles il s'unit plus tard.

Pendant l'allongement du vaisseau initial du premier faisceau latéral qui naît ainsi de chaque côté du rachis, il s'en développe un autre ordinairement plus rapproché de la face antérieure ; il se met aussi ultérieurement en rapport direct avec les nervures médianes des folioles.

A ces cinq faisceaux principaux (le médian qui est le plus volumineux, et les deux latéraux de chaque côté) de plus petits s'interposent ensuite. Les uns se disposent à la face supérieure du rachis, les autres entre les latéraux et le médian dorsal, et relient entre eux ces premiers faisceaux. Tous ces faisceaux grossissent pendant que la feuille grandit, et de plus jeunes et plus grêles s'interposent de nouveau (1).

Chaque foliole est alors insérée par une fourche vasculaire renversée. La fourche des folioles de la première paire, ou de quelques paires inférieures, s'insère très souvent seulement sur des faisceaux latéraux du rachis, sans être en rapport direct avec le faisceau dorsal médian, tandis que la fourche des folioles latérales plus haut placées s'insère à la fois sur un ou deux faisceaux latéraux principaux et sur le dorsal médian. En outre, à ce faisceau d'insertion des folioles aboutissent des fascicules longitudinaux qui, comme je viens de le dire, s'interposent aux plus gros développés les premiers.

Comme dans les feuilles de la plupart des plantes vasculaires, les faisceaux ou les vaisseaux longitudinaux de la nervure médiane ou du rachis diminuent de bas en haut. Ici, il ne subsiste, au-dessus des folioles de la paire supérieure, que le faisceau médian et un latéral de chaque côté. Ces trois faisceaux s'unissent au sommet de l'entre-nœud terminal, pour entrer dans le pétiolule de la foliole impaire.

La feuille du *Galega officinalis* présente un caractère que je n'ai pas observé dans celle de l'*Astragalus vimineus;* il consiste en ce que, près de l'insertion des folioles (la paire ou les quelques paires inférieures exceptées), les faisceaux longitudinaux de la face supérieure du rachis sont reliés entre eux par une anastomose vasculaire transverse, qui est accusée à l'extérieur par un bourrelet horizontal revêtu de poils courts, paraissant ordinairement composés de deux rangs de cellules disposées par étages. De tels poils composés, quelquefois renflés en massue, ayant jusqu'à cinq rangées d'utricules visibles dans le diamè-

(1) Tous les faisceaux longitudinaux du rachis ou pétiole commun sont orientés de façon que leurs vaisseaux sont tournés vers le centre de l'organe.

tre de leur partie la plus épaisse, se trouvent dans l'aisselle des feuilles.

Dans ce *Galega*, où le nombre des folioles est très variable, puisqu'il peut en exister de une à seize paires latérales, la répartition des grandes folioles dans la feuille présente beaucoup de variété. Si certaines feuilles parfaites ont leurs folioles inférieures plus grandes que les supérieures, il en est aussi dont les folioles supérieures sont plus grandes que les inférieures. Dans le premier cas, la dimension des folioles latérales diminue graduellement de bas en haut du rachis ; dans le second cas, la dimension des folioles décroît de haut en bas du pétiole commun. Entre ces deux formes extrêmes il y a des intermédiaires, qui constituent même les cas les plus fréquents. Tantôt ce sont les folioles de la deuxième, ou de la troisième, ou de la quatrième paire, etc., à partir d'en bas, qui sont plus grandes que celles placées au-dessus ou au-dessous d'elles ; tantôt la foliole terminale étant la plus grande de toutes, les folioles de la paire immédiatement voisine, et quelquefois celle de la paire suivante, sont plus petites que celles de la paire qui vient après en descendant, et, à partir de cette deuxième ou de cette troisième paire supérieure, les folioles décroissent du haut en bas du rachis. J'ai même trouvé une feuille dont, la foliole terminale étant la plus grande, les folioles d'une rangée diminuaient de grandeur de haut en bas du pétiole commun, tandis que celles de l'autre rangée diminuaient de bas en haut. Deux ou trois de ces formes se rencontrent souvent sur le même rameau ou dans le même bourgeon.

En considérant cette diversité dans la dimension des folioles d'une même feuille, on se demande si l'ordre de naissance est lui-même bien constant, si ce n'est pas, au contraire, cet ordre de naissance qui change et détermine les dimensions variées des folioles, les premières produites restant toujours plus grandes que celles qui sont nées après elles.

Les études que j'ai faites à cet égard, au printemps de cette année et pendant tout l'automne, m'ont constamment fait voir, comme en 1853, les premières folioles apparaissant près

du bas du jeune rachis et les autres se succédant ensuite de bas en haut.

Pour bien apprécier l'ordre de formation des folioles, il faut choisir des bourgeons dont les premières feuilles ont un assez grand nombre de folioles. Par l'examen de feuilles qui n'ont encore que un, deux, trois ou quatre mamelons foliolaires de chaque côté, on se convaincra que la foliole la plus âgée est toujours l'inférieure. On remarquera ensuite que, dans certaines feuilles, la foliole inférieure de chaque rangée conserve toujours la prééminence ; qu'à tous les âges, elle est la plus développée des folioles latérales ; mais on verra aussi que le plus souvent la foliole inférieure est bientôt dépassée par la deuxième, qui peut rester la plus grande, et que quelquefois celle-ci est dépassée par la troisième, etc. Cet accroissement des premières folioles commence déjà lorsque la multiplication des folioles supérieures continue encore. Les dernières latérales produites demeurent fréquemment plus petites que celles qui sont placées vers le milieu du rachis ; cependant il arrive aussi que ces dernières formées, c'est-à-dire les supérieures, croissent plus vite que toutes les autres et conservent la prééminence à tous les âges. J'ai même observé dans quelques jeunes feuilles qu'elles peuvent naître avec une base plus large que celles des précédentes.

Cette inégalité d'accroissement est parfois très considérable, et elle ne peut être attribuée qu'à une cause interne inconnue, puisque c'est un phénomène constant, qui débute dans la jeunesse même des bourgeons. A ceux qui seraient tentés de croire à priori qu'il y a autant de modes de formation de la feuille que l'ordination des folioles présente d'aspects, je ferai observer que, dans tous les bourgeons où il existe deux ou trois des formes de feuilles citées (les plus grandes folioles pouvant être : 1° en haut, 2° au milieu, 3° en bas), la production des folioles a toujours lieu de bas en haut dans les feuilles les plus jeunes de ces bourgeons.

Après m'être assuré que l'ordre d'extension des folioles ne suit pas nécessairement l'ordre de leur apparition, j'ai con-

staté que dans le *Galega officinalis*, comme dans l'*Astragalus viminеus*, l'ordre de naissance des premiers vaisseaux dans les nervures latérales pinnées suit l'ordre d'extension des folioles. Il y a cependant, à cet égard, une différence entre ces deux plantes, c'est que, dans les folioles de l'*Astragalus* cité, ce sont des vaisseaux de nervures de la moitié supérieure qui naissent d'abord, tandis que, dans le *Galega officinalis* et aussi dans le *Galega orientalis*, ce sont des vaisseaux de nervures latérales de la moitié inférieure des folioles qui apparaissent les premiers, mais assez irrégulièrement; car c'est tantôt dans une des nervures le plus bas placées que se montre le premier vaisseau, tantôt dans une nervure voisine du milieu de la hauteur de la foliole. Les vaisseaux des autres nervures n'apparaissent qu'ensuite; et, je le répète, pendant le développement des jeunes folioles, l'avancement de la nervation est en rapport avec la dimension de celles-ci. Les plus grandes folioles (que ce soient les inférieures, les supérieures ou les moyennes) peuvent déjà présenter plusieurs nervures latérales munies de vaisseaux et même un réseau plus ou moins compliqué, quand les petites n'ont encore qu'une ou deux nervures latérales pourvues de vaisseaux ou même pas du tout.

Je résume dans le tableau suivant l'état de la nervation dans quelques jeunes feuilles de formes diverses, c'est-à-dire dans lesquelles les plus grandes folioles sont en haut, au milieu ou en bas :

POSITION des folioles.	1re FEUILLE.		2e FEUILLE.		3e FEUILLE.		4e FEUILLE.	5e FEUILLE.
	Longueur des folioles.	Nervures d'un côté.	Longueur des folioles.	Nervures d'un côté.	Longueur des folioles.	Nervures d'un côté.	Nervures d'un côté.	Nervures d'un côté.
	mm		mm		mm			
Terminale.	3,05	Réseau	1,60	4	0,90	2	0	1
7e lat.....	»	»	»	»	0,67	0	0	0
6e........	»	»	1,45	3	0,85	0	0	0
5e........	1,65	8	1,65	4	0,95	1	0	0
4e........	1,25	5	1,75	5	1,00	3	0	0
3e........	1,25	5	1,90	6	1,00	4	1	1
2e........	1,15	4	1,80	6	1,00	4	2	0
1re ou inf..	1,00	1	1,32	3	0,90	1	3	

Les chiffres de la première colonne indiquent les folioles d'une rangée de la feuille examinée. Pour les trois premières feuilles données en exemple, on voit que les plus grandes folioles, *quelle que soit leur position*, contiennent le plus de nervures latérales pourvues de vaisseaux. Les folioles de la quatrième feuille n'ont pas été mesurées, mais seulement dessinées. Je cite ici cette feuille, parce qu'elle représente un cas que l'on trouve rarement à l'état convenable. Les folioles diminuaient de grandeur de bas en haut du rachis, et les trois inférieures seules avaient des vaisseaux dans leurs premières nervures latérales. Dans la cinquième feuille, les folioles de la deuxième paire étaient les plus grandes des latérales, et une seule nervure latérale, ainsi que dans la foliole terminale, contenait un premier vaisseau.

V. — *Ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les bourgeons des* Fœniculum vulgare *et* dulce (1).

Les feuilles de ces plantes sont distiques, et leur gaine, embrassant complètement la tige à son insertion, reçoit des faisceaux de toute la circonférence de celle-ci. Voyons où commencent les premiers vaisseaux de chaque feuille, et quelle marche ils suivent dans les bourgeons terminaux et dans les axillaires.

Bourgeons terminaux. — L'embryon est petit et ne contient pas de vaisseaux. Dans des plantules longues de 5 à 6 millimètres, chaque cotylédon contient dans sa nervure médiane un fascicule vasculaire étendu aussi dans la moitié supérieure à peu près du petit axe placé au-dessous. A l'intérieur de cet axe les deux fascicules sont d'abord indépendants l'un de l'autre ; mais plus tard, quand il s'est développé un faisceau latéral dans chaque côté des cotylédons, ces quatre derniers faisceaux sont insérés au sommet du petit axe, sur l'intervalle qui sépare les nervures médianes des deux cotylédons ; il en résulte au-dessous de cette insertion, sur un court espace, une

(1) Lu à l'Académie des sciences, le 31 décembre 1877.

sorte de lame vasculaire, disposée dans le plan des nervures médianes des cotylédons. Un peu plus bas cette lame, qui a déjà ses plus petits vaisseaux sur les côtés, se bifurque, et il ne subsiste, dans le même plan, que deux faisceaux opposés, dont les plus petits vaisseaux sont tournés vers l'extérieur, comme dans la lame (1).

La gemmule donne d'abord une petite feuille orientée dans le plan perpendiculaire à celui des cotylédons. J'ai toujours trouvé son premier vaisseau inséré excentriquement près de la base des faisceaux cotylédonaires. Il monte dans la nervure médiane de la feuille, et sur lui s'insèrent les premiers vaisseaux de tous les lobes de celle-ci.

Devant décrire plus loin l'évolution des feuilles, je ne m'y arrêterai ici que pour indiquer la position de leurs vaisseaux basilaires dans la jeune tige ; et, pour abréger, je prendrai tout de suite une plantule ayant déjà quatre ou cinq feuilles. Si la dernière est haute d'environ $0^{mm},70$, on pourra trouver au-dessous d'elle, plongé dans les courts mérithalles qui supportent les deux feuilles précédentes, un petit vaisseau libre par les deux bouts : c'est le vaisseau basilaire de la nervure médiane de cette feuille. Dans une feuille un peu plus âgée, haute de $1^{mm},05$ à $1^{mm},50$, il existera en outre, mais dans le rachis, au-dessus de la gaine, un court vaisseau libre aussi par les deux bouts. A un âge plus avancé, ce vaisseau supérieur et le basilaire s'unissent et n'en forment qu'un, qui par en haut s'allonge dans la nervure médiane de la feuille, et par en bas va s'insérer, avec les faisceaux des autres feuilles, au voisinage de la base des cotylédons, quelquefois après avoir émis un ou deux rameaux descendants. Les premiers vaisseaux des faisceaux latéraux de la même feuille ne naissent que postérieurement. A cause de cela, on peut trouver dans l'axe, à peu près à la même hauteur que le vaisseau basilaire commençant de la feuille supérieure, des vaisseaux latéraux basilaires de la

(1) Je n'indique ici que l'état offert par des plantules très jeunes ; des individus un peu plus âgés avaient les deux faisceaux radiculaires réunis. Je n'ai pas à m'occuper ici de l'accroissement de la racine.

feuille précédente en voie de formation, libres aussi par les deux bouts, quelquefois déjà appliqués par l'extrémité inférieure contre un faisceau latéral de la feuille antérieure, et arrivant par en haut dans la base de la feuille à laquelle ils doivent appartenir.

Le même mode de production des premiers éléments vasculaires a lieu sous toutes les feuilles des bourgeons terminaux. Par en haut ils entrent successivement dans la gaine, et s'y comportent comme je le dirai plus loin en parlant de ceux des bourgeons axillaires; par en bas ils descendent dans la tige, entre les faisceaux des feuilles précédentes, parcourant ainsi les uns un seul mérithalle, les autres deux ou trois, et s'arrêtant, par conséquent, à des hauteurs diverses, en s'unissant aux faisceaux des feuilles sous-jacentes, ordinairement en haut des mérithalles. Là souvent, après s'être reliés à l'un des faisceaux voisins, une branche les continue plus bas, s'interposant aussi aux faisceaux des mérithalles placés au-dessous, et finissant de même à la partie supérieure d'un mérithalle. Mais tous les faisceaux interposés à ceux des mérithalles plus âgés n'ont pas le caractère de simples continuateurs des faisceaux des feuilles supérieures, quelques-uns, très grêles, pouvant être reliés par en haut et par en bas chacun à deux faisceaux plus forts. C'est qu'en effet, après que les vaisseaux ou faisceaux basilaires des feuilles ont rejoint ceux des mérithalles placés au-dessous, on ne peut plus affirmer qu'ils se sont allongés par en bas, si on ne l'a pas vu, et cela d'autant mieux que leur partie inférieure est quelquefois la plus épaisse. Elle peut être déjà plus grosse avant que la jonction soit opérée. Pour rester dans les limites de l'observation, il convient de dire seulement que, dans les mérithalles inférieurs, de jeunes faisceaux grêles s'interposent aux plus vieux, en se reliant à eux à la jonction des mérithalles. Cela n'est point contraire à la propriété bien constatée qu'ont les vaisseaux basilaires des feuilles de s'allonger par en haut et par en bas par l'addition de nouvelles cellules vasculaires, et est en harmonie avec la théorie de la formation des vaisseaux et de la partie du corps

ligneux qui sont produits sous l'influence du suc descendant.

Quelque temps après, on constate que tous les faisceaux du pourtour de la moelle s'épaississent horizontalement, par l'apparition de la couche génératrice entre le liber et le système vasculaire. Plus tard, encore, il se fait dans la moelle, vis-à-vis de l'insertion de chaque feuille, un plexus fibro-vasculaire transversal, qu'accompagnent des canaux à suc oléorésineux, comme je l'ai dit en 1866 (*Compt. rend.*, t. LXIII, p. 205).

On voit par ce qui a lieu dans ces *Fœniculum* et dans quelques plantes que j'ai déjà citées, que quand plusieurs faisceaux vasculaires montent de la tige dans la feuille, ils entrent dans celle-ci *successivement* et non *à la fois*, comme cela a été dit.

Bourgeons axillaires. — Il est à remarquer que les bourgeons axillaires ont leurs deux rangées de feuilles orientées suivant un plan perpendiculaire à celui des feuilles de la tige mère, comme le bourgeon placé entre les cotylédons a les siennes perpendiculaires à celui des cotylédons. De plus, la première feuille du bourgeon axillaire tourne sa face supérieure tantôt à droite, tantôt à gauche.

L'insertion de ces bourgeons axillaires est des plus dignes d'attention; car leurs faisceaux basilaires embrassent la tige souvent à peu près tout à fait. Dans ce cas, de leurs vaisseaux s'insèrent sur les côtés de tous les faisceaux de la feuille axillante, de sorte que ceux qui sont, par leur extrémité inférieure, au contact des faisceaux de cette feuille les plus éloignés de la base libre du bourgeon, rampent horizontalement dans le tissu de l'aisselle de cette feuille.

Ces vaisseaux basilaires du bourgeon débutent de deux manières : les uns naissent au contact des faisceaux de la feuille axillante ; les autres sont d'abord libres par leurs deux extrémités, et se mettent ensuite en relation avec un faisceau de cette feuille. Dans le premier cas, on peut en trouver de courts, insérés sur des faisceaux plus ou moins distants de la base du bourgeon, et dirigeant leur extrémité supérieure horizontalement vers celui-ci. Il en vient ainsi du côté droit et du côté gauche de l'insertion. Quand ils sont plus longs et plus nom-

breux, on en voit qui, partis de différents faisceaux de la feuille axillante, s'unissent en un groupe graduellement atténué, et ordinairement terminé, près de la base libre du bourgeon, par un seul vaisseau qui se dresse vers celui-ci. Un groupe semblable peut exister de chaque côté, mais le premier apparaît au-dessous du dos de la première feuille du bourgeon, qui peut n'avoir que 0^{mm},65 de hauteur. En entrant dans la base de celui-ci, le vaisseau terminal du groupe traverse d'abord le court mérithalle sur lequel repose la première feuille ; puis il arrive dans la nervure médiane de cette dernière. Alors, dans l'espace interposé aux vaisseaux basilaires venant de la droite et de la gauche de l'insertion, s'en forment d'autres immédiatement au-dessous du bourgeon. On peut les trouver courts et libres par les deux bouts, ou plus longs et reliés inférieurement à un des faisceaux voisins appartenant à la feuille axillante, ou à deux par une bifurcation, et quelquefois entre eux. Ainsi naît d'abord un premier latéral, qui entre dans la nervure la plus rapprochée de la médiane, puis ensuite un deuxième qui monte dans une nervure plus éloignée de celle-ci, plus tard et plus loin un troisième, etc. Les nervures voisines des bords de la gaine ne reçoivent leur premier vaisseau que très tard.

Dans certains bourgeons qui semblent moins actifs, le premier vaisseau de la nervure médiane de la gaîne monte ainsi graduellement dans le rachis ; le vaisseau du premier faisceau latéral de chaque côté arrive ensuite à la hauteur du lobe ou pétiole secondaire inférieur correspondant, y entre et se prolonge dans sa nervure médiane ; puis monte le premier vaisseau du deuxième latéral, qui vient aboutir au vaisseau qui entre dans cette nervure médiane secondaire ; etc.

Mais il n'en est pas toujours ainsi. Dans un grand nombre de bourgeons, qui m'ont paru plus actifs, et en particulier dans ceux de l'aisselle des feuilles de très jeunes rameaux (longs de 12 millim. à 4 ou 5 centimètres) qui produisent des inflorescences, le premier vaisseau de chaque feuille commence comme dans les bourgeons terminaux. Au-dessous de la première feuille de ces bourgeons axillaires, haute de 0^{mm},70

à 1 millim., et plus tard au-dessous de la deuxième, il se forme dans le tissu d'insertion, tout près de la base libre du bourgeon (beaucoup plus rarement dans cette base même), un court vaisseau libre par ses deux bouts, plus ou moins incliné et un peu courbe, dirigeant sa pointe supérieure vers le bas du bourgeon, tandis que l'autre extrémité s'étend à peu près horizontalement et va s'insérer sur un faisceau de la feuille axillante plus ou moins éloigné. A lui s'en ajoutent d'autres qui se terminent plus loin ou plus près sur d'autres faisceaux de la même feuille.

Quand ce premier vaisseau basilaire est encore court et libre par ses deux bouts, avant qu'il entre dans la base de la feuille à laquelle il est destiné, il naît à l'intérieur de celle-ci, vers la jonction de la gaine et du rachis proprement dit, ou un peu plus haut dans ce dernier, un court vaisseau qui, par un bout, monte dans la nervure médiane dorsale, et par l'autre bout descend vers celui qui vient d'en bas. Ordinairement après qu'ils se sont unis, quelquefois avant, le premier vaisseau de la nervure médiane dorsale de chacun des rameaux inférieurs de la feuille se comporte à peu près de même, c'est-à-dire qu'à la hauteur de l'insertion de ces rameaux ou pétioles secondaires, il se fait de chaque côté du faisceau médian dorsal du rachis, à petite distance, un court vaisseau souvent courbé dès son origine, dont l'extrémité supérieure est dirigée vers le bas du rameau correspondant, tandis que le bout inférieur descend dans la gaine pour rejoindre le basilaire qui monte à sa rencontre.

D'abord isolés du médian dorsal du rachis, ces vaisseaux latéraux se relient bientôt à lui par une anastomose transversale au niveau des pétioles secondaires ou lobes déjà composés. Quelquefois même, surtout dans la première feuille des jeunes plantes, la nervure médiane des lobes inférieurs, comme le fait toujours celle des lobes supérieurs, s'insère ou va s'insérer tout d'abord sur le faisceau médian dorsal du rachis. Que la nervure médiane de ces lobes se forme de l'une ou de l'autre manière, il part d'auprès d'elle un rameau vasculaire qui descend dans la gaine, et va au-devant d'un autre basilaire

qui y monte, comme avait fait le premier latéral. Pendant que se multiplient les faisceaux latéraux de la gaine et de la base du rachis qui la surmonte immédiatement, il est produit successivement, de bas en haut de ce rachis et d'arrière en avant, des faisceaux latéraux dans les entre-nœuds qui séparent les divers étages de pétioles secondaires, et à chaque étage tous les faisceaux verticaux du rachis sont reliés transversalement par un plexus vasculaire, comme celui qui existe dans la tige près de l'insertion de chaque feuille (1). C'est sur ces faisceaux latéraux que s'insèrent les latéraux des pétioles secondaires, à mesure qu'ils sont produits.

Les faisceaux les plus externes de la gaine, qui sont ses derniers formés, n'entrent pas dans le rachis ; ils se terminent en s'alliant par leur extrémité supérieure avec le latéral du rachis le plus rapproché.

Les ramifications de la feuille, qui s'atténuent peu à peu de bas en haut, suivant l'ordre de leur génération, ont un nombre de faisceaux graduellement plus petit, réduit à trois longitudinaux dans les lobes supérieurs. Je ne m'y arrêterai que pour signaler la production des premiers vaisseaux. Si le premier vaisseau du faisceau médian dorsal d'un lobe d'ordre quelconque de la feuille débute quelquefois au contact de la nervure médiane de la division sur laquelle ce lobe s'insère, il arrive aussi que ce premier vaisseau commence souvent à distance, soit vis-à-vis de l'insertion même du lobe considéré sur la division qui le porte, soit un peu plus haut dans la partie inférieure libre de ce lobe ; il se relie plus tard seulement aux vaisseaux de la nervure médiane de la division sous-jacente. Si ce sont des lobes extrêmes que l'on considère, il se forme ainsi d'abord un vaisseau basilaire, libre par les deux bouts, parfois fixé par son extrémité inférieure, puis un peu après un fragment vasculaire apparaît près du sommet du lobe. L'union de ces deux fragments complète l'ébauche de la nervure médiane.

(1) Il est à noter que *dans les axes* les vaisseaux du plexus transversal placé près de la base de chaque feuille, naissent plus tard que ceux des plexus transversaux situés dans le rachis de la feuille correspondante.

Celle-ci se renfle à sa partie supérieure, ou bien deux courts vaisseaux s'y forment de chaque côté. C'est de là que partent les premiers vaisseaux latéraux de ce lobe; il en descend un près de chaque bord, mais un vaisseau latéral basilaire vient quelquefois à sa rencontre. Quand ces nervures sont complètes, elles présentent la disposition suivante à l'insertion d'un lobe sur l'autre.

La nervure médiane du plus grand porte la nervure médiane du plus petit ; la nervure médiane du petit porte la nervure marginale du côté supérieur du plus grand ; cette nervure marginale du plus grand porte la nervure marginale du côté supérieur du petit lobe ; enfin la nervure marginale du còté inférieur ou externe de chaque lobe s'insère sur la nervure médiane du lobe placé au-dessous. La nervure médiane de chaque lobe est en outre reliée aux marginales par des fascicules obliques.

VI. — *Formation des feuilles et ordre d'apparition de leurs premiers vaisseaux chez les Graminées* (1).

M. Th. Clauson annonça en 1859 (*Bull. Soc. bot. Fr.*, t. VI, p. 199) que la fente de la gaine des feuilles ne peut servir à caractériser la famille des Graminées; que certaines plantes ont la gaine entièrement fermée (des *Melica*); que d'autres l'ont en partie tubuleuse ; que d'autres encore l'ont complètement fendue dans la plante adulte. Il ajouta :

« Je crois que l'on peut avancer que dans la majorité des cas, si ce n'est dans tous, les gaines des feuilles primordiales sont tubuleuses, et que, dans les plantes où la fissure existe, celle-ci est d'autant plus profonde que la feuille est plus haut placée sur l'axe. »

J'ai consacré l'année qui vient de s'écouler à l'étude du développement des inflorescences et des feuilles d'un certain nombre de Graminées, et j'ai trouvé que pour les feuilles l'assertion de M. Clauson est exacte dans ses traits princi-

(1) Lu à l'Académie des sciences, le 23 décembre 1878.

paux. Les plantes que je cite avaient toutes la gaine plus ou moins tubuleuse. Dans le Maïs, par exemple, dont les feuilles parfaites semblent entièrement fendues, un examen attentif fait voir à la base un tube très court, sur la face interne duquel est inséré le bord interne de la partie fendue, tandis que le bord externe s'insère sur la face externe de ce tube. Dans le *Triticum villosum*, le nœud saillant, qui est au bas de chaque feuille, appartient à celle-ci ; il est formé par une partie du court tube de la gaine. Ce nœud a une structure analogue à celle du renflement articulaire de beaucoup de feuilles de Dicotylédones. Les faisceaux, au lieu d'arriver au contact de l'épiderme, comme dans les autres parties de la feuille, sont entièrement enveloppés par du tissu parenchymateux. Dans les rameaux qui subsistent actuellement du *Trisetum rigidum*, les feuilles adultes supérieures ont un tube de la gaine plus long que la partie fendue, tandis que les feuilles moyennes de ces rameaux, situées plus bas par conséquent, ont, au moins souvent, la fissure plus longue que le tube ; ce qui fait exception à la règle posée par M. Clauson. Un même rameau m'a donné les chiffres suivants :

	mm	mm	mm	mm	mm
Fente.........	21,00	18,00	14,00	10,00	7,00
Tube.........	15,00	19,00	19,00	26,00	26,00

Les feuilles supérieures d'autres rameaux donnaient seulement $5^{mm},50$ pour la fente et 30 millim. pour le tube, ou 4 millim. pour la fente et 24 millim. pour le tube. Les feuilles parfaites des *Glyceria aquatica* et *fluitans* m'ont fourni des exemples à gaine entièrement fermée.

J'ai donc étudié l'évolution de la feuille chez les plantes où la gaine est ouverte à des degrés divers ou complètement close, et j'ai trouvé que, de l'existence d'une gaine ouverte ou d'une gaine tout à fait tubuleuse, résultent deux types ou modes de développement pour cette partie de la feuille. Ils sont décrits plus loin. Cherchons d'abord à préciser l'ordre d'apparition des deux parties principales de la feuille : la *gaine* et le *limbe*.

En 1853 (*Ann. des scienc. nat.*, 3e série, t. XX, p. 53), j'ai émis l'opinion que, dans la feuille du *Glyceria aquatica*, la gaine est représentée, dès le début, par le bourrelet circulaire qui embrasse complètement la jeune tige, et que le limbe s'élève ensuite sur cette gaine rudimentaire. C'est cette opinion que je vais développer aujourd'hui, en l'appuyant sur des preuves nouvelles. Je montrerai aussi par quelle erreur on a pu croire que le limbe naît avant la gaine.

Dans toutes les espèces que j'ai examinées, la feuille commence par un bourrelet qui lui-même débute par le côté dorsal de l'organe, et embrasse bientôt le petit axe qui le produit.

Ce bourrelet, alors complètement annulaire et un peu plus élevé d'un côté, ne peut représenter le limbe exclusivement, puisque celui-ci est toujours ouvert. Au contraire, de toute la feuille, le tube de la gaine étant seul fermé, on peut affirmer que cette gaine existe dès le début de l'organe. La même affirmation ne peut être faite pour le limbe, qui n'y est pas caractérisé d'une façon incontestable. Les premières feuilles des bourgeons axillaires des *Glyceria* cités, qui sont incomplètes, sont bien susceptibles de nous éclairer à cet égard.

Feuilles incomplètes. — Ces feuilles commencent par un bourrelet circulaire qui s'élève plus ou moins obliquement en tube court, d'abord largement ouvert; mais, à mesure que ce tube s'exhausse, le côté le plus élevé, croissant davantage, finit par rejeter l'ouverture sur le côté opposé. Cette ouverture se rétrécit graduellement et ne laisse, à la fin, qu'une petite fente en boutonnière, en virgule ou un peu étoilée. Dans la première feuille à peu près conique de chaque bourgeon, ce pertuis est placé près du sommet, sur la face externe (préfeuille); dans les suivantes, l'ouverture est alternativement sur le côté droit et sur le côté gauche. Dans ces premières feuilles, c'est la gaine qui domine; dans les feuilles plus haut placées, le limbe prend des proportions de plus en plus considérables.

Je recommande surtout l'étude de bourgeons d'environ $0^{mm},50$ de hauteur. On y trouvera souvent la deuxième feuille, en forme de cône tronqué, terminée par une ouverture encore

large et seulement un peu oblique. Ces feuilles peuvent n'avoir que 0^{mm},33 de hauteur ; mais on trouve parfois, dans des bourgeons plus âgés, des feuilles hautes de 0^{mm},50 et de 0^{mm},75, qui ont une ouverture terminale semblable. Là le limbe, si limbe il y a, ne peut être représenté que par ce qui prédomine du côté le plus élevé. En avançant en âge, ce côté s'exhaussant, l'ouverture devient latérale et donne ainsi lieu à un petit limbe en forme de capuchon. C'est donc bien ici la gaine qui s'accuse la première.

Ces feuilles primordiales croissant, la petite ouverture latérale peut être portée par un tube long de 2 ou 3 millimètres ou de 2 ou 3 centimètres et plus. De telles feuilles de 3 à 4 centimètres peuvent être dépourvues de ligule (*Gl. aquatica*) ; mais, dans les feuilles qui suivent, le limbe et la ligule prennent un développement de plus en plus grand. Aussi l'aspect de ces dernières feuilles est-il tout différent dans le jeune âge. Cependant elles montrent toujours, avant que le limbe soit reconnaissable, un bourrelet circulaire complet, comme les feuilles basilaires. Ce sont ces feuilles normales ou supérieures des *Glyceria* qui m'ont offert le premier des deux types de développement de la gaine mentionnés plus haut, et que voici :

Premier type de la formation de la gaine. — Sur le bourrelet circulaire, né d'arrière en avant, comme je l'ai dit, s'élève une lame pliée sur sa face antérieure. Si l'on n'a pas vu le bourrelet initial, complètement fermé, on peut croire que c'est cette lame qui commence la feuille, et dire que c'est le limbe qui naît le premier. Ce serait une erreur. Le bourrelet primitif, étant annulaire, représente le tube fermé, qui, du reste, ne tarde pas à s'élever et à dessiner la gaine d'abord très courte. Quand la feuille a un millimètre ou un millimètre et demi de hauteur, on voit que le bord libre du tube est continu avec un bourrelet transversal de jeunes cellules naissant, à la même hauteur, sur la face interne de la feuille, lequel bourrelet s'étend sur cette face, d'un bord à l'autre. C'est le début de la ligule ; elle s'accroît par la multiplication de ces cellules dans le sens vertical.

Toutes les parties morphologiques de la feuille sont alors ébauchées. Dans des feuilles parfaites, non lacérées, la ligule forme une couronne complète autour du sommet du tube. La fente que l'on observe dans les feuilles vieillies est due à la rupture du tube, dont la paroi est fort mince à la face antérieure. Les feuilles des *Melica ciliata* et *Magnolii* présentant aussi une couronne ligulaire au sommet du tube, il est probable qu'elles offriront le même mode de développement.

Deuxième type de formation de la gaine. — Il a été donné par les feuilles à gaine naturellement fendue des *Triticum villosum*, *Lolium multiflorum*, *Trisetum rigidum*, *Phleum pratense*, *Lagurus ovatus*, etc. Elles débutent aussi par un bourrelet annulaire fermé d'arrière en avant. Ce bourrelet, continuant de s'élever d'arrière en avant, produit une petite lame graduellement surbaissée dans cette direction, dont les deux bords, très écartés dans le principe, ne sont reliés en avant que par le bourrelet primitif. Ces bords s'exhaussant se dressent l'un vis-à-vis de l'autre ; puis, par un accroissement simultané de la lame et du bourrelet, ils finissent par se croiser par en bas, un bord couvrant l'autre. Comme ils continuent de s'élargir au delà de leur insertion, chacun d'eux décrit à sa base une petite courbe, que je comparerai, pour être mieux compris, à celle que ferait une feuille cordiforme sessile.

Un examen peu attentif ferait croire que cette lame est uniquement constituée par le limbe, et il est probable que c'est là ce qui a fait dire que le limbe naît le premier. Il n'en est pas ainsi ; cette lame représente à la fois le limbe et la partie fendue de la gaine. La courbe basilaire de chaque bord n'appartient pas à la base du limbe, mais à celle de cette partie fendue de la gaine. On s'en convainc bientôt, quand on voit cette base de chaque bord s'étendre horizontalement, de façon à produire un petit lobe latéral. Ce lobe est le bord de la gaine fendue proprement dite. On remarque quelquefois que l'extension qui l'engendre s'effectue de bas en haut. Il est dans le principe parfaitement continu avec le bord du limbe ; mais bientôt le bord de ce lobe semble se prolonger sur la face interne de la

feuille, suivant une ligne transversale qui s'élève un peu obliquement vers la nervure médiane de cette feuille. Cela est dû à une multiplication utriculaire de la lame, qui produit ainsi un faible bourrelet, base de la ligule celle-ci s'élève ensuite verticalement. Ce commencement de la ligule arrive dans des feuilles de hauteurs variables, suivant les espèces. J'ai vu la multiplication utriculaire transversale débuter *près du bord* dans une feuille de *Trisetum rigidum*, haute de 3 millimètres.

Dans les jeunes feuilles du premier type, la limite de la gaine est indiquée par la hauteur du tube. Dans les feuilles du deuxième type, la gaine fendue et le limbe sont confondus avant l'apparition de la ligule, puisque la courbe basilaire des bords appartient à la gaine. De plus, il serait erroné de penser que l'âge du lobe ou sinus marginal inférieur dénote l'âge de la gaine, c'est-à-dire de la zone inférieure correspondante à ce lobe; car il est aisé de voir que les cellules de ce lobe marginal sont plus petites et de formation plus récente ou plus prompte que celles de tout le reste de la zone. Ce lobe (qui s'étend ensuite en longueur avec la gaine, dont il fait le bord aminci) est, en quelque sorte, une addition faite à la gaine; précédant la ligule et apparaissant quelquefois manifestement de bas en haut, il est comme le commencement de celle-ci, qui est continue avec lui quand elle est née.

La gaine, quoique dessinée de bonne heure, peut ne pas prendre un accroissement égal ou proportionné à celui du limbe. Elle reste souvent courte pendant quelque temps, tandis que le limbe s'étend considérablement. On peut remarquer de bonne heure, par l'apparition de courts poils à la partie supérieure du limbe, que cette partie vieillit plus vite que la partie inférieure, où la multiplication utriculaire est plus active et se continue plus longtemps.

Apparition des premiers vaisseaux. — Pendant cette extension de la jeune feuille, des nervures apparaissent dans son intérieur. C'est d'abord la nervure médiane et, de chaque côté, des nervures longitudinales primaires. Entre celles-ci s'interposent des nervures secondaires, qui, comme les primaires,

parcourent la gaine et le limbe. Entre elles s'intercalent des nervures tertiaires et quaternaires. On peut voir que ces nervures intercalées sont propres au limbe et s'arrêtent à la partie supérieure de la gaine, où elles se joignent à celles qui les ont précédées. Les nervures primaires sont d'autant plus courtes et plus tardives qu'elles sont plus rapprochées des bords, où, du reste, elles sont reliées entre elles et aux secondaires voisines.

Si l'on cherche l'ordre d'apparition des vaisseaux à l'intérieur de ces nervures, on trouve que les premiers montent de la tige dans la gaine, qu'ils pénètrent ensuite dans le limbe, s'allongeant de bas en haut. Il en naît ainsi un d'abord dans la nervure médiane, puis un dans la nervure primaire suivante, plus rapprochée du bord, etc. Les nervures secondaires et tertiaires interposées n'en sont pourvues que plus tard, comme il va être dit.

Quand le premier vaisseau de la nervure médiane est arrivé près du sommet du limbe ou même avant, suivant les espèces ou la rapidité de la végétation, des vaisseaux se développent dans les nervures confluentes de la partie supérieure du limbe, dans les nervures secondaires et tertiaires aussi bien que dans les primaires. Ceux des nervures primaires descendent à la rencontre de ceux qui y montent, tandis que ceux des nervures secondaires atteignent souvent la base du limbe avant que l'on en ait vu monter dans les nervures secondaires de la gaine (1). En même temps, des fascicules transverses, unissant les nervures longitudinales, apparaissent aussi de haut en bas du limbe, et sont pourvus de vaisseaux de même suivant l'ordre de leur apparition. Leur formation est d'autant plus remarquable que, par leur union avec les faisceaux longitudinaux, elles donnent lieu à des mailles d'autant plus courtes qu'elles sont situées plus près de la partie inférieure du jeune limbe,

(1) La double apparition (ascendante et descendante) des vaisseaux a été observée dans les plantes suivantes : *Glyceria fluitans*, *G. aquatica*, *Andropogon provinciale*, *Phalaris canariensis*, *Phleum Micheli*, *Triticum villosum*, etc. Les vaisseaux descendants arrivent quelquefois déjà très bas, quand il n'y a encore de vaisseaux ascendants que dans la nervure médiane et une latérale primaire de chaque côté (*Poa annua*, *Koeleria brevifolia*).

où elles peuvent même cesser d'exister, si elles n'y ont pas encore été ébauchées (feuilles d'environ 40 millimètres du *Glyceria aquatica*). Il est à peine nécessaire d'ajouter que ces mailles plus courtes sont dilatées à mesure que la feuille grandit.

Les stomates et les poils naissent de même du haut en bas du limbe. A cette occasion, je ferai remarquer, en terminant, que, dans des feuilles de *Triticum villosum*, au moment où l'apparition basipète des poils atteignait la base du limbe, l'auricule qui termine celui-ci inférieurement ne faisait que commencer, tandis que la ligule était déjà avancée dans son développement, et qu'elle-même avait été précédée par la gaine fendue, qui surmontait la partie tubuleuse inférieure.

VII. — *Évolution de l'inflorescence et apparition des premiers vaisseaux chez les Graminées* (1).

Il y a à considérer dans une inflorescence de Graminée : 1° la formation de l'axe primaire ; 2° l'ordre d'apparition des rameaux ; 3° l'ordre d'accroissement de ceux-ci ; 4° l'ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les différents organes.

Axe primaire. — Chez toutes les plantes nommées dans ce travail, l'axe primaire de l'inflorescence commence par croître de bas en haut, mais plus tard, la végétation prédominant par en haut, il s'accroît fort souvent de haut en bas. Ses mérithalles, dus au premier âge, sont produits de bas en haut. Chez beaucoup d'espèces, ils sont marqués par des feuilles rudimentaires distiques, qui embrassent ordinairement tout à fait l'axe, sous la forme de bourrelets plus élevés du côté dorsal, plus rarement semi-embrassants dans la partie supérieure de ce très jeune axe. Ces bourrelets s'atténuent de plus en plus à mesure qu'ils sont plus haut placés sur le rachis, et celui-ci en est souvent dépourvu dans sa région supérieure. Chez d'autres espèces, la disposition distique n'existe pas, et, dans ce cas, si l'on peut quelquefois lui rattacher la structure interne, elle

(1) Lu à l'Académie des sciences, les 12 janvier, 5 et 6 février 1880.

n'est pas traduite à l'extérieur par des feuilles rudimentaires. Dans l'inflorescence mâle du Maïs, la disposition distique existe tout à la base; elle disparaît un peu plus haut.

Apparition des rameaux. — Dans les *Setaria germanica*, *Tragus racemosus*, *Sporobolus tenacissimus*, *Zea Mays*, etc., les rameaux apparaissent de bas en haut, en plusieurs séries verticales ou inclinées, réparties autour de l'axe.

Chez le *Tripsacum dactyloides*, dont l'inflorescence consiste en un, deux ou trois épis, les courts rameaux, portant chacun un ou deux épillets, naissent également de bas en haut, en deux séries d'abord à peu près unilatérales, mais rejetées de côté par l'épaississement du rachis.

Dans un grand nombre de plantes où règne la disposion distique et où les mérithalles sont accusés, les rameaux apparaissent nettement aussi de bas en haut, comme les mérithalles eux-mêmes (*Hordeum murinum*, *vulgare*, *Cynosurus cristatus*, etc.). Mais, chez quantité d'espèces, il faut la plus grande attention pour se convaincre de l'existence de cette apparition basifuge des rameaux. C'est qu'il survient plus ou moins tôt, chez la généralité des espèces citées ici, un mode d'accroissement analogue à celui que j'ai signalé antérieurement dans des feuilles composées (*Galega officinalis*, etc.). Il arrive que, de très bonne heure, le deuxième rameau, puis le troisième, le quatrième, etc., croissent plus vite que celui ou ceux qui les ont précédés, en sorte que bientôt ils l'emportent tellement sur ceux-ci, que, sans un examen attentif, on pourrait les croire nés avant eux (*Phleum asperum*, *Boehmeri*, *Triticum monococcum*, *Aira pulchella*, *Mibora verna*, *Phalaris canariensis*, etc.). Cet accroissement prédominant des rameaux plus haut placés s'effectue déjà quand il naît encore de nouveaux rameaux dans la partie supérieure du rachis. Ce sont aussi ces rameaux le plus accrus qui, les premiers, se divisent pour produire des rameaux secondaires, ou des glumes et des glumelles quand le rameau primaire n'a qu'un seul épillet.

Parmi les plantes qui viennent d'être nommées, le *Mibora verna* mérite une mention spéciale. Sa tige foliifère produit

d'abord un petit axe d'inflorescence droit, nu, cylindrique, qui peut n'avoir que 0^{mm}, 20 de longueur. Cet axe devient légèrement flexueux sur deux côtés opposés. Ensuite les sinus s'élèvent, et bientôt ceux du milieu dépassent les inférieurs. Un peu plus tard, ils sont eux-mêmes dépassés par les supérieurs. Alors le sommet de l'axe produit l'épillet terminal, qui, le premier, présente ses enveloppes et les organes sexuels. Après lui, c'est le rameau latéral supérieur qui forme le deuxième épillet, et ainsi de suite des autres régulièrement de haut en bas.

Quand on s'est convaincu que les rameaux de la région moyenne ou d'en haut peuvent croître plus vite que ceux d'en bas, certainement nés avant eux, on est tenté de croire que les rameaux primaires naissent toujours de bas en haut du rachis. Cependant un assez bon nombre de plantes tendent à infirmer cette opinion, et d'autres la contredisent formellement.

Nous trouvons chez de très jeunes inflorescences, étudiées à un âge convenable, des *Triticum Spelta*, *vulgare*, *villosum*, *Glyceria fluitans*, *Poa annua*, *Psilurus nardoides*, *Milium effusum*, *Lolium multiflorum*, etc., que les rameaux de la région moyenne sont plus développés que ceux d'en bas et d'en haut; qu'à partir de la région moyenne, les rameaux décroissent de haut en bas, de façon à passer graduellement à des mérithalles ne présentant aucune trace de rameau. Au-dessous de mérithalles ayant des rameaux déjà manifestes, il y a souvent des mérithalles seulement élargis verticalement, mais nullement saillants ; ils sont préparés à produire un rameau, mais celui-ci n'est pas encore né. Quand il paraîtra, il sera évidemment plus jeune que ceux qui sont au-dessus.

Ces faits s'expliquent comme ceci : la végétation devient de plus en plus active de bas en haut. Or, n'est-il pas clair que, si la végétation des mérithalles inférieurs est à peine sensible tandis que celle des mérithalles de la région moyenne est relativement grande, ces derniers doivent produire des rameaux avant les inférieurs; et, de même, les mérithalles situés immédiatement au-dessous des plus puissants donneront leurs ra-

meaux avant ceux qui sont plus bas placés. C'est, on le voit, l'apparition basipète des rameaux inférieurs ; tandis que, par en haut, la naissance a lieu normalement de bas en haut. C'est une *formation mixte*.

Voici encore quelques exemples. Le *Secale cereale* en donne de remarquables. Il faut surtout les chercher dans les bourgeons axillaires des jeunes plantes *qui thallent le moins*, et qui, plus tôt que les autres, commencent à pousser leur tige verticale primaire. Ces bourgeons axillaires montrent souvent un axe d'inflorescence haut d'environ $0^{m},001$, qui est renflé dans sa région moyenne. C'est cette région moyenne renflée qui, la première, produit des rameaux. D'autres rameaux naissent ensuite par en bas et par en haut.

Chez le *Phleum pratense*, les petits axes d'inflorescence, garnis de bourrelets dans leur partie inférieure (le tiers ou la moitié), peuvent atteindre $1^{mm},15$ ou $1^{mm},35$ sans avoir encore de rameaux saillants ; mais la place que ceux-ci doivent occuper se dessine déjà. Sur des axes de $1^{mm},65$ environ, les premiers rameaux deviennent proéminents sur la partie dépourvue de bourrelets. On voit déjà quelquefois, immédiatement au-dessous, les mérithalles garnis de bourrelets *s'élargir verticalement un peu* et montrer qu'ils sont disposés à produire des rameaux ; mais ceux-ci n'y sont pas encore nés, tandis que des rameaux sont nettement accusés plus haut. Des inflorescences un peu plus avancées prouvent que des rameaux se développent ensuite de haut en bas sur la partie inférieure garnie de bourrelets, pendant qu'il s'en développe de bas en haut vers le sommet.

Le *Lagurus ovatus* m'a aussi donné des exemples intéressants. Quelques inflorescences, hautes de $0^{mm},60$ environ, offraient, de chaque côté, dans la région moyenne, des rameaux notablement proéminents, et, au-dessous, des mérithalles en voie d'accroissement, mais n'ayant pas encore de rameau saillant. Chez d'autres inflorescences très curieuses, plusieurs rameaux étaient nés *sur un côté de l'axe*, et les plus proéminents des mamelons qui les représentaient étaient les plus haut placés.

De l'autre côté, il n'y avait encore qu'un rameau saillant, et il était situé à petite distance du sommet. Au-dessous étaient des mérithalles évidemment prêts à donner des rameaux, mais ceux-ci n'étaient pas encore nés.

Le *Nardus stricta* me fournit un argument qui ne laisse aucune place à la discussion. Chaque tige ou rameau donne, au-dessus de ses rudiments de feuilles, un petit axe nu, d'abord cylindrique, *près de la base* duquel on voit souvent d'un côté quelques faibles ondulations (trois, quatre ou cinq), qui peuvent marquer des mérithalles, mais qui n'ont aucun rapport avec les rudiments des premiers épillets, lesquels naissent loin de là. Cet axe se comprime et prend la forme d'une petite lance obtuse. Un peu plus tard, il apparaît sur l'une de ses faces, un peu au-dessous du sommet, quelques sillons transverses (trois ou quatre), disposés en deux séries longitudinales, alternes. Les intervalles de ces sillons sont les premiers indices des rameaux ou épillets. Toute la partie inférieure du jeune rachis en est alors dépourvue. A mesure que ces premiers rameaux s'élèvent, il s'en forme de nouveaux en haut et en bas : en haut, seulement un, deux ou trois de chaque côté ; en bas, un plus grand nombre ; de sorte que ce sont toujours les inférieurs qui sont apparus les derniers ; ils sont les plus jeunes de tous (1).

Je terminerai ce paragraphe par la description du *Lepturus subulatus*, qui a non moins d'importance. Chaque petit axe d'inflorescence donne, de bas en haut, sur deux côtés opposés, des mérithalles qui présentent deux aspects (deux phases distinctes). Dans certains cas, les mérithalles superposés sont limités par une courbe simple, et séparés par une sorte d'entaille. Chaque entaille représente le commencement de la

(1) J'ai souvent vu, sur de jeunes rachis de feuilles composées et d'inflorescences basifuges, apparaître de bas en haut, sur des places encore lisses, par un commencement de dessiccation, des mérithalles qui n'étaient pas visibles à l'extérieur. Chez le *Nardus stricta*, le même fait se produit, mais de haut en bas, sur la partie encore lisse du rachis à l'état frais. — L'apicule qui termine le rachis d'un épi adulte commence, près de la base du jeune épillet supérieur, comme une proéminence ou petite écaille latérale.

cavité sur le bas de laquelle s'insérera l'épillet correspondant. D'autres fois, chaque mérithalle est limité par deux courbes superposées : l'inférieure, plus saillante, est due au bourrelet axillant ; la supérieure indique la place du rameau, ou mieux l'un des bords de la cavité dans laquelle naîtra le rameau. Ces deux cas s'observent sur des inflorescences de $0^{mm},37$ à $0^{mm},50$ de hauteur.

Étudie-t-on des épis un peu plus âgés (de $0^{mm},60$ à $0^{mm},75$) par exemple, on trouve souvent que les mérithalles inférieurs n'ont pas changé d'aspect ; ils peuvent ne pas posséder encore de rameau, tandis que les mérithalles supérieurs en ont déjà plusieurs, d'autant plus grands qu'ils sont situés plus haut. En outre, le sommet de l'axe qui produira l'épillet terminal est déjà pourvu des rudiments de ses deux glumes et de la glumelle externe de la fleur inférieure, celle-ci étant représentée par un mamelon cellulaire.

Il résulte de là que l'épillet supérieur est le premier ébauché ; que les épillets latéraux supérieurs sont moins avancés, puisqu'ils n'ont pas encore de trace de leur glume ; que les épillets placés au-dessous sont représentés par des mamelons cellulaires de moins en moins développés ; enfin, que les rameaux ou épillets d'en bas ne sont pas encore nés. Un peu plus tard, on peut les voir apparaître comme un petit mamelon derrière la courbe formée par le bord de la cavité mentionnée. Donc, ici, on peut conclure que les mérithalles sont nés de bas en haut, mais que les rameaux sont nés de haut en bas.

Je crois devoir prévenir que les épis que j'ai pu avoir à un âge convenable avaient de cinq à neuf épillets de chaque côté. Les épis les plus développés en ont jusqu'à quinze ou seize de chaque côté. J'en ferai l'étude l'été prochain.

Accroissement des rameaux. — Les sucs, en montant dans le rachis, déterminent la formation de parties nouvelles, et, quand la multiplication des mérithalles cesse au sommet, l'accumulation des sucs y excite un accroissement temporairement plus considérable qu'en bas, que suit l'accroissement basipète observé. Mais cette cause n'agit pas seule ; car : 1° l'ac-

croissement ne se comporte pas dans les épillets pluriflores comme dans le rachis primaire : *toujours les fleurs supérieures sont les dernières formées et accrues* ; 2° sur le rachis primaire, les rameaux de différentes plantes se conduisent diversement.

Dans le *Lepturus subulatus*, les mérithalles une fois formé de bas en haut, les supérieurs deviennent les plus actifs et produisent les premiers leurs épillets. Le développement continue de haut en bas.

Dans le *Nardus stricta*, les premiers épillets naissent un peu au-dessous du sommet; un, deux ou trois s'ajoutent au-dessus des premiers de chaque côté; tous les autres (souvent dix à onze à chaque rang) naissent de haut en bas. L'accroissement prédomine alors au sommet et s'effectue ensuite de haut en bas.

Dans les *Secale cereale*, *Triticum Spelta*, *vulgare*, *villosum*, *Phleum pratense*, *Poa annua*, *Glyceria fluitans*, *Psilurus nardoides*, etc., c'est la région moyenne qui d'abord est plus active, et qui la première produit des rameaux; il en résulte naturellement que la naissance des rameaux progresse ensuite de haut en bas dans la partie inférieure, de bas en haut dans la partie supérieure. En outre, dans les *Secale cereale*, *Triticum Spelta* et *vulgare*, les rameaux de la région moyenne (c'est-à-dire des rameaux insérés à hauteur quelconque entre les plus bas et les plus haut placés sur l'axe) restent les plus développés *à tous les âges*, bien que les supérieurs puissent l'emporter notablement sur ceux d'en bas à un moment donné. Au contraire, dans les autres espèces citées, la végétation prédomine par en haut, et il arrive bientôt que tous les rameaux sont d'autant plus avancés qu'ils sont situés plus haut.

Il en est autrement dans les *Tripsacum dactyloides*, *Setaria germanica*, *Tragus racemosus*, *Sporobolus tenacissimus*, etc. ; les rameaux inférieurs naissent *manifestement avant les autres*. Mais chez ces plantes, le développement des supérieurs l'emportant aussi, à un certain âge, sur celui de tous ceux qui sont au-dessous, l'accroissement apparaît alors comme basipète.

Cet accroissement moindre des rameaux inférieurs n'est pas toujours définitif. Dans quantité de plantes qui le montrent, les rameaux inférieurs continuent de croître plus longtemps que les supérieurs et deviennent à la fin plus grands que tous les autres (*Poa annua*, *Sporobolus tenacissimus*, etc.). Cela a lieu aussi dans le *Tripsacum dactyloides*, quoique le phénomène y soit moins prononcé que dans les autres exemples. Cependant il est des plantes chez lesquelles les rameaux inférieurs restent les plus petits et souvent même avortent (certains *Phleum*), ce qui peut avoir lieu aussi pour quelques-uns des rameaux supérieurs, même quand l'accroissement général a lieu de haut en bas.

Dans les inflorescences à rameaux très subdivisés, l'accroissement plus précoce en haut qu'en bas se présente aussi fort souvent sur les divisions de chaque rameau primaire, et même parfois sur les divisions de chaque rameau secondaire. Mais si, dans chacun de ces rameaux primaires, vu dans son ensemble, l'accroissement a réellement lieu de haut en bas, c'est-à-dire est plus prompt dans les ramules supérieurs que dans les nférieurs, ce serait pourtant une erreur de croire que les épillets soient toujours d'autant plus petits que les ramules qui les portent sont plus bas placés sur l'axe. Il y a ici une distinction à faire entre les rameaux principaux (secondaires, tertiaires, etc.) et les rameaux terminaux. Tout rameau terminal d'ordre quelconque, qui porte seulement des ramules simples n'ayant qu'un seul épillet, a ordinairement son épillet terminal le plus fort de tous, mais après celui-ci, c'est l'épillet du ramule inférieur qui est le plus gros (il est même quelquefois égal au terminal) ; les autres épillets latéraux sont d'autant plus faibles qu'ils sont placés plus haut, plus près du terminal, pendant l'accroissement (*Phleum* divers, *Poa trivialis*, etc.).

Dans un travail qui appuie une opinion que je soutiens depuis longtemps, M. G. Dutailly a décrit (*Adansonia*, t. XI, p. 139 et suiv.) des coupes transversales d'axes de divers degrés de l'inflorescence des Graminées, dans lesquels les faisceaux ne sont point répartis autour d'un centre médullaire. Cela rappelé, voici mes observations personnelles.

Principaux types de structure du rachis primaire. — I. Dans le *Tripsacum dactyloides*, la coupe transversale de chaque épi, prise dans la région moyenne, a les faisceaux principaux distribués suivant une sorte de T. Le nombre des faisceaux va, comme d'habitude, en diminuant de bas en haut de l'épi, tandis que par en bas ils se multiplient dans la tige du T et lui font perdre cette forme.

De ces faisceaux, c'est le supérieur de la tige du T qui le premier acquiert un vaisseau ; il en naît ensuite dans le faisceau basilaire de chaque branche du T ; les vaisseaux apparaissent après cela dans les faisceaux de plus en plus éloignés de ces trois premiers, et aussi de plus en plus grêles. Il y a de plus quelques fascicules périphériques. C'est dans les angles du T que s'insèrent les faisceaux des épillets, et c'est vers cette insertion que sont tournés les vaisseaux des deux branches du T (1).

II. Dans l'épi du *Nardus stricta*, une coupe transversale, prise dans le milieu des mérithalles ou plus bas, montre les faisceaux disposés *suivant un arc* et ayant leurs vaisseaux tournés vers la face qui porte les épillets. Ceux du milieu de l'arc sont les plus gros et les premiers pourvus de vaisseaux. Il y a en outre des fascicules alternes avec les précédents et un peu plus externes. Dans le pédoncule encore jeune, les faisceaux sont disposés en cercle, mais les plus gros sont d'un seul côté, dans le prolongement des plus volumineux du rachis.

III. Dans le dernier type, les faisceaux du rachis sont rangés suivant un arc, comme dans le pétiole de beaucoup de feuilles. Dans le présent type ils sont ordonnés suivant deux arcs opposés, comme si deux rachis semblables au précédent étaient accolés par la face florifère. C'est sur les bords apparents des arcs rapprochés que s'insèrent les rameaux ; mais il y a à distinguer deux formes principales.

(1) Les coupes transversales des rameaux primaires ou épis latéraux de l'inflorescence des *Panicum coloratum*, *sanguinale*, *mollissimum*, ont la forme d'un T à tige courte, avec les vaisseaux tournés vers la nervure médiane dans les faisceaux des trois branches.

a. Dans le rachis des *Phleum pratense*, etc., les deux arcs de faisceaux de la section transversale sont très ouverts, en sorte que leur apposition produit une ellipse, au milieu des grandes faces de laquelle sont les gros faisceaux, qui sont les premiers nés et les premiers pourvus de vaisseaux, tandis que près des extrémités du grand axe de l'ellipse sont les faisceaux les plus jeunes. C'est là que sont insérés les rameaux.

b. Dans les *Triticum*, *Secale*, *Hordeum* nommés ici, c'est le contraire qui a lieu. Les deux arcs sont en quelque sorte comprimés, de façon que la juxtaposition de leurs bords coïncide avec le milieu des grandes faces de l'ellipse ; c'est là aussi que sont insérés les épillets, tandis que les deux gros faisceaux, qui sont les premiers nés et les premiers pourvus de vaisseaux, sont aux extrémités du grand axe de l'ellipse. Il y a souvent un petit faisceau, parfois deux en arrière des deux gros.

A ce second sous-type *b* se rapportent aussi, avec une légère modification, les *Lolium* et le *Lepturus subulatus*, au lieu que les mérithalles inférieurs du rachis du *Cynosurus cristatus* se rapprochent du sous-type *a*.

IV. Ici je range les plantes dans le rachis desquelles les faisceaux sont répartis autour d'un centre médullaire elliptique ou circulaire, sans que l'on y distingue deux arcs de faisceaux (*Poa annua*, *Setaria glauca*, *germanica*, etc., *Tragus racemosus*, *Sporobolus tenacissimus*, *Zea Mays*, etc.).

Dans le *Poa annua*, le premier vaisseau naît, à l'intérieur du rachis, dans le faisceau dorsal, qui occupe le milieu d'une des grandes faces de l'ellipse ; le ed uxième vaisseau dans un faisceau de la face antérieure, le troisième vaisseau dans un faisceau situé au milieu d'un petit côté de l'ellipse, le quatrième et le cinquième vaisseau dans deux faisceaux de l'autre extrémité de l'ellipse ; plus rarement il n'y a que quatre faisceaux principaux, le quatrième étant directement opposé au troisième. Des fascicules alternes s'interposent à ces faisceaux principaux nés successivement.

Dans le *Setaria glauca*, les vaisseaux du rachis sont aussi disposés suivant une ellipse. Les premiers, situés aux extré-

mités du petit axe de l'ellipse, sont dans un plan perpendiculaire à celui qui passerait par les nervures médianes des feuilles distiques ou de leurs bourgeons axillaires. Un peu plus tard, deux autres vaisseaux naissent dans deux faisceaux situés aux extrémités du grand axe de l'ellipse. Plus tard encore, des vaisseaux apparaissent dans quatre faisceaux alternes avec les précédents. D'autres faisceaux plus externes naissent ensuite.

Dans le *Setaria germanica*, six faisceaux les plus gros entourent circulairement le centre médullaire ; mais trois seulement sont d'abord pourvus de vaisseaux ; les trois autres n'en possèdent que postérieurement. Derrière chacun de ces six faisceaux, d'autres naissent en deux séries radiales pouvant simuler une sorte de triangle. C'est sur les intervalles de ces six groupes, et appuyés sur ceux-ci, que sont formés les rameaux. Il y en a donc ordinairement six rangées ; mais quelquefois, par l'écartement des faisceaux bisériés de deux de ces six groupes, il est créé deux intervalles nouveaux, sur lesquels s'insèrent deux autres rangées de rameaux.

Examen longitudinal des premiers vaisseaux. — Le premier vaisseau ou les premiers apparaissent libres par les deux bouts, à des hauteurs variables, à l'intérieur du rachis des espèces suivantes : *Lepturus subulatus*, *Nardus stricta*, *Poa annua*, *nemoralis*, *Milium effusum*, *Cynosurus cristatus*, *Mibora verna*, *Aira pulchella*, *Secale cereale*, *Triticum vulgare*, *villosum*, *Hordeum vulgare*, *murinum*, *distichum*, *Lolium multiflorum*, *Glyceria aquatica*, *Phleum pratense*, *Psilurus nardoides*, *Phalaris canariensis*, *Setaria glauca*.

Les premiers vaisseaux des rameaux naissent aussi fort souvent libres, indépendants de ceux du rachis, auxquels ils se relient ensuite ou non.

Dans le *Nardus stricta*, le premier vaisseau apparaît dans les deux tiers inférieurs de la nervure médiane d'un rachis d'environ 1^{mm},75, ayant sa base inférieure au-dessous des épillets les plus bas placés. Il s'étend ensuite par en haut et par en bas, et d'autres vaisseaux s'y adjoignent. Bientôt après, un premier vaisseau naît aussi dans la moitié inférieure de chacun

des deux faisceaux latéraux voisins. Pendant qu'ils s'allongent par en bas, il se forme, à l'insertion des épillets supérieurs latéraux, un court vaisseau arqué, libre par les deux bouts, qui plus tard seulement s'insère sur le fascicule médian du rachis, quelquefois par l'intermédiaire d'un moignon vasculaire destiné à le recevoir. A mesure que, dans les épis plus âgés, les vaisseaux naissent ainsi successivement sous des épillets situés de plus en plus bas, des vaisseaux sont produits dans les faisceaux latéraux plus externes du rachis, dans le prolongement ou sur le côté desquels s'insèrent les vaisseaux des épillets correspondants. Dans un épi de 40 millim. les vaisseaux des épillets étant d'autant moins avancés que ceux-ci étaient plus bas placés, il y avait en bas cinq épillets d'un côté, six de l'autre, encore privés de vaisseaux. Dans un épi de 45 millim., il n'y avait en bas, de chaque côté, que le seul épillet inférieur sans vaisseaux.

En étudiant ceux-ci de bas en haut, dans les épillets de plus en plus haut placés, on voyait qu'à l'insertion du deuxième épillet était un court vaisseau libre par les deux bouts ; qu'à la base de l'épillet suivant il y en avait deux séparés, libres également, parallèles à quelque distance l'un de l'autre : l'un, plus externe, entrait dans la nervure médiane de la glumelle inférieure ; l'autre, plus interne ou supérieur, était opposé aux organes sexuels, mais loin d'eux encore. Dès ce moment, il existait un vaisseau *dans la partie supérieure du filet de chaque étamine*. Dans les fleurs un peu plus âgées, le vaisseau descendait au bas du filet, mais restait libre encore quelque temps. Dans des épillets plus haut situés, les deux vaisseaux du bas de l'épillet étaient réunis et s'inséraient sur un des latéraux du rachis ; un peu plus haut encore, un troisième vaisseau basilaire s'était formé près des deux précédents, sur un plan plus élevé ; plus haut enfin, ce dernier vaisseau basilaire et les premiers étaient réunis par en bas ou insérés isolément sur un ou, en fourche, sur deux latéraux du rachis, tandis que par en haut ils étaient en relation avec ceux de la fleur ou épillet.

Dans les *Triticum vulgare*, *monococcum*, *villosum*, *Secale*

cereale, *Hordeum distichum*, etc., il naît à peu près simultanément un vaisseau dans chacun des deux *faisceaux principaux* situés vers les côtés du rachis. Ils commencent dans la moitié inférieure de celui-ci et s'allongent ensuite par en haut et par en bas. Un peu après, les vaisseaux naissent dans le faisceau latéral le plus voisin de chaque côté, et successivement dans les latéraux les plus éloignés, c'est-à-dire plus rapprochés du milieu des grandes faces du rachis. Dans un épi de 1^{mm},40 du *Triticum monococcum*, le premier vaisseau commençait dans l'un des faisceaux principaux par une cellule vasculaire située au niveau de l'intervalle des deuxième et troisième épillets d'en bas. Dans l'autre faisceau principal, le premier vaisseau débutait par cinq cellules situées un peu plus haut. Dans un épi de 1^{mm},70, les deux vaisseaux arrivaient à la moitié de la hauteur du rachis et ne descendaient pas tout à fait à la base. Les vaisseaux naissent de même dans la moitié inférieure du rachis d'un épi d'environ 2 millim. des *Triticum villosum*, *vulgare* et de l'*Hordeum distichum*, de 2^{mm},50 à 3 millim. du *Secale cereale*.

J'ai trouvé, près du bas de chaque grande face du rachis, quatre faisceaux interposés aux deux principaux dans le *Secale cereale*, de cinq à sept dans les *Hordeum distichum*, *Triticum villosum*, etc. Ces faisceaux secondaires diminuent de bas en haut. Ceux du milieu des faces sont souvent encore dépourvus de vaisseaux quand apparaissent les premiers dans la base des épillets.

Ce sont des épillets de la région moyenne qui, les premiers, montrent des vaisseaux dans plusieurs de ces plantes. Dans l'*Hordeum distichum*, c'étaient les cinquième, sixième et septième épillets d'un même côté d'épis de 6 à 7 millim, à compter d'en bas, qui seuls en étaient pourvus. Dans un jeune épi non mesuré de *Triticum Spelta*, il y avait des vaisseaux dans les épillets de la région moyenne à partir du cinquième, et dans un épi de 12^{mm},50, tous les épillets avaient des vaisseaux à leur base, sauf quelques épillets supérieurs. Dans des épis de 8 à 10 millim. de l'*Hordeum vulgare*, il y avait de courts vaisseaux

dans les épillets deuxième, troisième, quatrième, cinquième, sixième, septième, huitième d'un côté donné, et pas dans les autres du même côté. Dans un épi de 11 millim. du *Triticum villosum*, où l'accroissement secondaire prédomine par en haut et devient basipète, les épillets supérieurs avaient des vaisseaux et les inférieurs n'en possédaient pas.

Voici la position de ces premiers vaisseaux. Dans le *Secale cereale* il naît, au bas de chaque épillet et des deux côtés, un court vaisseau dirigé *vers la glumelle externe* de chaque fleur. Ces deux vaisseaux sont libres par les deux bouts. Ce n'est qu'un peu plus tard que naît le premier vaisseau destiné à la glume correspondante. Puis apparaît un vaisseau dans chaque étamine ; il est libre comme les précédents. Ensuite se montre, libre aussi, le premier vaisseau du petit axe surmonté des rudiments de deux ou trois fleurs stériles. Après que les premiers vaisseaux des glumes et des glumelles se sont mis en rapport avec ceux du rachis, d'autres faisceaux ou fascicules se développent là, dans le tissu d'insertion, pour aller rejoindre ceux des étamines et du petit axe stérile. En même temps il naît, dans la partie supérieure de la lame des glumelles externes, des vaisseaux dans les deux nervures latérales de chaque côté et dans les nervures transverses qui les unissent entre elles et avec la nervure médiane, bien qu'il n'y ait encore dans la base de la lame que les vaisseaux de la nervure médiane. Les autres vaisseaux de chaque fleur naissent ensuite. L'insertion de l'épillet sur les faisceaux du rachis se complète par un lacis ou épatement vasculaire que je ne puis décrire ici.

Dans les *Triticum Spelta* et *vulgare*, il naît de même un court vaisseau libre *au-dessous de la glumelle externe* des deux fleurs inférieures ; ensuite apparaissent un, deux et trois courts vaisseaux au-dessous de l'axe portant les autres fleurs rudimentaires. Des vaisseaux libres se montrent après cela dans les étamines, etc. J'ai quelquefois trouvé, sous les glumes du *Triticum Spelta*, un très court vaisseau déjà en relation avec le faisceau principal du rachis voisin.

Dans l'*Hordeum vulgare*, qui a trois épillets côte à côte sur

le même mérithalle, le premier vaisseau, court et libre, naît *au-dessous de la glumelle [de] l'épillet médian*, dans la nervure médiane de laquelle il monte plus tard. Un court vaisseau, libre aussi, apparaît ensuite au-dessous de chacun des épillets latéraux. Ici, ce premier vaisseau est tantôt dirigé sous la glumelle externe, tantôt sous la glume la plus latérale par rapport aux trois épillets. Quand les vaisseaux latéraux sont dirigés vers ces glumes, le vaisseau de la glumelle externe correspondante peut n'être qu'ébauché, ou seulement plus court que son voisin de la glume ; il est quelquefois uni avec lui par la base.

Quand il n'existe encore qu'un court vaisseau sous les épillets latéraux, et que le vaisseau né sous l'épillet médian entre dans sa glumelle externe, les étamines de la fleur médiane peuvent déjà avoir des vaisseaux commençant dans le connectif de l'anthère ou même étendus dans le filet. Un peu plus tard, les vaisseaux naissent dans le connectif des anthères des fleurs latérales.

Plusieurs fois j'ai trouvé le vaisseau de la nervure médiane de la glumelle externe de ces fleurs latérales commençant sur deux points à la fois : en bas dans l'axe, et plus haut dans la partie supérieure de la lame. Les deux parties vasculaires s'unissent ensuite. Ce n'était qu'après que ce vaisseau était étendu déjà dans toute la lame et dans la base de l'arête de la glumelle externe de ces fleurs latérales, qu'apparaissaient les premiers vaisseaux de la nervure médiane des glumes de l'épillet médian, qui naissent libres aussi. Plus tard apparaît le premier vaisseau de la nervure médiane des deux autres glumes des épillets latéraux, c'est-à-dire de celles qui sont voisines de l'épillet médian. Puis viennent les vaisseaux latéraux de la glumelle externe de la fleur médiane, que l'on trouve libres ou insérés sur la base du faisceau médian des glumes du même épillet médian. Ensuite apparaissent les vaisseaux de la glumelle interne, etc. Tous les faisceaux d'un même côté du court rameau confluent à leur insertion sur le rachis, et tous sont réunis à la fin par des cellules vasculaires qui en forment un épatement vasculaire.

Il y a cinq nervures longitudinales dans chaque glumelle externe. Pendant que les vaisseaux des latérales montent dans la base de la lame, les vaisseaux de la nervure médiane ayant déjà atteint le sommet, on peut trouver que des vaisseaux descendent de ce sommet dans les faisceaux latéraux vers ceux qui montent, etc. L'*Hordeum distichum* a donné des résultats analogues, et ses glumes ont souvent montré un groupe de vaisseaux dans leur partie supérieure effilée, quand ceux qui montaient de l'axe n'avaient pas encore atteint la base de la lame.

Dans une jeune inflorescence de *Phleum pratense*, les faisceaux du rachis sont ordonnés suivant deux arcs opposés très ouverts, qui donnent lieu à une section transversale elliptique aux petits côtés de laquelle correspond l'insertion des rameaux, tandis qu'au milieu de chaque grande face est un faisceau primordial, le plus volumineux de l'arc. C'est dans ces deux faisceaux primordiaux que naissent les premiers vaisseaux. Dans une inflorescence haute de $2^{mm},35$, il existait en eux deux courts vaisseaux, l'un un peu plus long que l'autre, situés un peu au-dessous du milieu de la hauteur du rachis, dans le deuxième quart de celui-ci. Plus tard il naît un vaisseau dans un faisceau latéral de chaque côté des principaux. Il en est formé ensuite dans un ou deux faisceaux plus faibles opposés aux petits côtés de l'ellipse. Des faisceaux plus grêles encore et plus externes alternent ultérieurement avec les premiers. Le pédoncule encore jeune présente une disposition analogue des faisceaux centraux, avec deux séries de faisceaux plus ténus et plus externes, alternant avec les précédents.

Dans des inflorescences de 12 à 15 millim., l'accroissement prédominant par en haut, les rameaux sont d'autant plus avancés et les épillets d'autant plus accusés qu'ils sont insérés plus haut; ceux d'en bas sont, par conséquent, les moins développés. Mais les vaisseaux apparaissent d'abord dans les rameaux de la région moyenne. Ainsi, dans une inflorescence de 12 millim., il n'y avait de vaisseaux que dans le huitième et le

neuvième rameau d'un côté, et dans les dixième, onzième et douzième de l'autre côté, à compter d'en bas. Tous les rameaux placés au-dessus et au-dessous étaient dépourvus de vaisseaux (1).

Ce premier vaisseau de chaque rameau est libre, et, sous ce rapport, le *Phleum pratense* est particulièrement intéressant, car ce vaisseau commence près du haut de l'axe secondaire, au niveau du dernier épillet latéral d'un côté et des deux supérieurs de l'autre. Le vaisseau s'allonge ensuite par en bas. Dans l'inflorescence du *Phleum asperum*, le premier vaisseau commence plus bas dans l'axe du rameau. Je crois devoir faire observer, mais ce n'est qu'une coïncidence, que dans le *Phleum pratense*, la base des tout jeunes rameaux est plus largement adhérente à l'axe primaire. Ils forment d'abord une sorte de plaque adhérente que l'on voit se partager en plusieurs générations de ramules. Au moment de la naissance du premier vaisseau, leur partie libre est moins étendue dans le *Phleum asperum*.

L'apparition du premier vaisseau des rameaux secondaires est non moins instructive. Il naît libre aussi, celui des ramules d'en bas avant ceux des ramules supérieurs. Cependant j'ai remarqué, dans les *Phleum asperum* et *pratense*, que le vaisseau du deuxième ramule d'un côté apparaît parfois avant celui du ramule inférieur placé au-dessous. Quand les ramules secondaires sont courts, le vaisseau naît dans l'insertion même de ce ramule ; quand ce ramule est plus long, le vaisseau commence, au moins souvent, en haut de cet axe tertiaire, tout près de son épillet terminal (*Phleum pratense*, etc.). A un âge plus avancé, on peut suivre longuement ce premier vaisseau ou le fascicule vasculaire dont il est le début, dans l'axe du

(1) J'ai dit antérieurement que l'ordre d'accroissement des rameaux ne suit souvent pas leur ordre de naissance. Il en est de même de l'ordre d'apparition des vaisseaux dans les rameaux. Ainsi, dans le *Setaria germanica*, où les rameaux naissent manifestement de bas en haut, ce sont les rameaux de la région moyenne qui les premiers présentent des vaisseaux. Cela s'observe aussi dans les rameaux du *Setaria glauca*.

rameau-mère, où il descend librement, indépendant des autres faisceaux qui parcourent longitudinalement cet axe.

Le *Cynosurus cristatus* et les *Poa trivialis* et *annua* forment une transition du troisième type structural au quatrième (1), en ce que, dans le *Cynosurus*, les mérithalles inférieurs ont deux arcs opposés de trois faisceaux chacun, dans lesquels les vaisseaux naissent dans l'ordre suivant: le premier vaisseau apparaît dans le médian dorsal; le deuxième vaisseau naît dans le médian de la face antérieure ; puis successivement il en est roduit dans les deux faisceaux latéraux dorsaux, et ensuite dans les deux faisceaux latéraux de la face antérieure.

Voici quelques exemples de la position longitudinale des premiers vaisseaux dans de jeunes inflorescences. Une inflorescence de 1^{mm},65 avait un vaisseau long de 0^{mm},50, étendu depuis la hauteur de l'aisselle du deuxième rameau latéral inférieur de la série A' (la série A étant celle dont le rameau inférieur est le plus bas placé), jusque vers le milieu de l'inflorescence. Dans une inflorescence de 2^{mm},15 et une autre de 3 millim., il n'y avait qu'un seul vaisseau qui descendait seulement au niveau des rameaux inférieurs et qui montait vers les deux tiers de la première inflorescence et un peu plus haut dans la deuxième. Il appartenait au faisceau dorsal médian. Le rachis d'une inflorescence de 2^{mm},75 avait deux vaisseaux : l'un, dans le faisceau dorsal médian, descendait jusqu'au niveau de la dernière feuille de la tige ; l'autre, occupant, dans le faisceau médian antérieur, la partie inférieure du rachis, commençait au niveau de l'aisselle du rameau inférieur. Dans une autre inflorescence de 2^{mm},75, le faisceau dorsal avait deux vaisseaux et le faisceau opposé antérieur un seul.

Une inflorescence de 7^{mm},50 avait, au-dessous de la région moyenne du rachis, des vaisseaux dans quatre faisceaux : 1° trois vaisseaux dans le dorsal médian ; 2° deux vaisseaux dans le médian antérieur ; 3° deux vaisseaux non encore striés, mais

(1) Voir pour ces types les pages 314 et 315 de ce volume.

bien accusés, dans un latéral dorsal; 4° un seul vaisseau dans l'autre latéral dorsal. Un peu plus haut dans le même rachis, il n'y a de vaisseaux que dans trois faisceaux, les deux médians et un latéral dorsal ; plus haut encore, dans deux faisceaux, dans le médian dorsal et dans le médian antérieur ; plus haut enfin, dans le médian dorsal seul.

Dans une inflorescence de 11^{mm},75, il y a des vaisseaux dans six faisceaux, ordonnés suivant deux arcs opposés, dans la partie inférieure du rachis et dans son pédoncule de 0^{mm},001 de longueur, ce qui rapproche le *Cynosurus* des *Phleum ;* mais plus haut cette symétrie disparaît.

L'apparition des premiers vaisseaux des rameaux de l'inflorescence donne aussi à cette plante beaucoup d'intérêt. Ces premiers vaisseaux des rameaux commençaient à paraître dans l'inflorescence de 7^{mm},50 citée plus haut. Il y avait dans le deuxième rameau de gauche et dans le troisième de droite (vus par la face antérieure) un court vaisseau, dont la base libre était à la hauteur de l'aisselle de chaque rameau. Dans des inflorescences plus âgées, les premiers vaisseaux des divers organes des épillets fertiles et des épillets stériles méritent aussi l'attention. On trouve que de jeunes folioles, glumes ou glumelles, peuvent avoir un vaisseau ou même un fascicule près du sommet, tandis qu'à la base il n'existe pas encore de vaisseau. Dans des folioles plus âgées, ce fascicule plus fort s'allonge par en bas, tandis qu'à la partie inférieure de l'organe apparaît un court vaisseau libre aussi par les deux bouts. Dans des organes un peu plus avancés, les deux fragments vasculaires sont réunis, mais leur base commune peut encore être libre ou bien elle est réunie à un faisceau du rameau. D'autre part, l'axe de l'épillet fertile constitue une sorte de sympode, dont chaque mérithalle est terminé par une fleur. Il n'est pas rare de trouver indépendant le premier vaisseau de chaque mérithalle ; il ne s'unit qu'un peu plus tard au vaisseau du mérithalle précédent. Enfin, les étamines de chaque fleur ont des vaisseaux d'abord libres, comme ceux d'étamines que j'ai citées.

Dans le *Poa annua*, l'ellipse suivant laquelle sont distribués les faisceaux du rachis sur la coupe transversale n'est point partagée en deux arcs opposés, comme dans les plantes du troisième type. Cependant j'ai obtenu quelquefois, dans la partie inférieure du rachis du *Poa trivialis*, six faisceaux dont la disposition imitait, à un certain degré, celle des faisceaux des *Phleum*, et mieux celle des six faisceaux de la partie inférieure du rachis du *Cynosurus cristatus*, quoique la symétrie fût moins parfaite que dans ce dernier. Mais le plus souvent, dans le *Poa annua*, on obtient, dans la région inférieure, cinq faisceaux, à l'intérieur desquels apparaissent successivement les vaisseaux, dans l'ordre que j'ai indiqué plus haut.

L'étude longitudinale de ces premiers vaisseaux est très instructive, à cause de la facilité de l'observation. L'inflorescence a souvent cinq rameaux de chaque côté, quelquefois six ou quatre seulement. Ce sont ceux de la région moyenne qui les premiers acquièrent des vaisseaux (inflorescences de $3^{mm},15$ ou environ), et les rameaux d'en haut en ont avant les inférieurs (inflorescences de $3^{mm},65$ et de $4^{mm},25$).

Le premier vaisseau de l'inflorescence entière, ai-je dit, naît dans le faisceau dorsal du rachis ; il en occupe la région moyenne. Les inflorescences qui le présentaient ainsi avaient de $1^{mm},35$ à $1^{mm},65$ de hauteur.

Ce vaisseau s'allonge par en haut et par en bas. Par en haut il atteint l'épillet terminal, et sur lui s'insèrent plus tard les premiers vaisseaux des rameaux supérieurs. Par en bas il descend dans la tige proprement dite, où il se bifurque ou même se trifurque au voisinage des feuilles supérieures, comme je le dirai plus loin. On voit quelquefois ce premier vaisseau commençant sur deux points à la fois, par deux courts segments qui bientôt se réunissent : l'un naît dans la région moyenne, l'autre au-dessous du rudiment de l'épillet terminal.

Le deuxième vaisseau du rachis, qui naît dans un faisceau de la face antérieure, reçoit à son sommet ordinairement le vaisseau premier né de la base du troisième rameau de la série A, c'est-à-dire dont l'inférieur est le plus bas placé de tous. Plus

rarement c'est le premier vaisseau du quatrième rameau ou celui du deuxième qui s'ajuste à son extrémité ; cela varie avec le nombre des rameaux de l'inflorescence (1). On a donc alors un vaisseau continu du rachis dans ce rameau. D'autre part, sur lui vient s'insérer le premier vaisseau d'un ou de deux rameaux de la région moyenne de l'autre série, c'est-à-dire de la série A'.

Dans les rameaux inférieurs de cette inflorescence, qui les derniers obtiennent des vaisseaux, les premiers de ceux-ci commencent toujours librement à leur base, et constituent un bel exemple à citer sous ce rapport ; ils s'allongent par en haut dans le rameau correspondant, et par en bas ils descendent directement dans la tige mère, où on les suit souvent jusqu'au niveau de la deuxième ou de la troisième feuille en descendant, ou bien ils vont s'insérer sur l'un des vaisseaux ou fascicules dépendant d'un rameau plus haut placé.

La branche inférieure d'un rameau d'en bas est souvent fixée près de l'insertion même de ce rameau ; alors son premier vaisseau peut aller s'insérer sur un faisceau du rachis autre que celui qui descend du rameau auquel il appartient. D'un autre côté, les rameaux secondaires ou tertiaires insèrent le plus communément leur premier vaisseau sur celui du rameau qui les porte. Je reviendrai plus loin sur ce sujet. Examinons d'abord la conduite de ces vaisseaux ou fascicules vasculaires du rachis, à leur arrivée dans la partie supérieure de la tige, que termine l'inflorescence.

Une coupe transversale du pédoncule ou mérithalle inférieur d'une inflorescence encore jeune a présenté quelquefois quatre faisceaux vasculaires opposés deux à deux, avec quatre autres fascicules naissants, alternes avec eux ; mais plus souvent il y a cinq faisceaux principaux, nés successivement, comme je l'ai

(1) S'il y a cinq rameaux de chaque côté de l'inflorescence, c'est ordinairement le premier vaisseau du troisième rameau qui se superpose au deuxième vaisseau du rachis. S'il y a six rameaux de chaque côté de celui-ci, ce peut être le premier vaisseau du quatrième rameau ; s'il n'y a que quatre rameaux, ce peut être le premier vaisseau du deuxième qui s'appose à l'extrémité de ce deuxième vaisseau du rachis.

dit, et dans lesquels le groupe vasculaire est de moins en moins développé, selon leur âge relatif.

En suivant ces vaisseaux ou fascicules vasculaires par en bas, on les voit s'épaissir et souvent se bifurquer au niveau de la première, de la deuxième ou de la troisième feuille, en descendant, et s'unir d'une part à un faisceau de cette feuille, et d'autre part à un autre faisceau de l'inflorescence ou à une de ses branches, et ensemble se prolonger en un faisceau interposé à deux faisceaux du mérithalle sous-jacent. Quelquefois deux branches d'un même faisceau de l'inflorescence sont ainsi étendues chacune dans un intervalle de deux faisceaux de ce mérithalle.

Là, à l'insertion de la deuxième ou de la troisième feuille, tous les faisceaux se renflent considérablement par la multiplication de leurs éléments vasculaires, en sorte qu'il en résulte une fusion ou un lacis des faisceaux de la feuille et de l'inflorescence. Le même épaississement et la même fusion s'opèrent à l'insertion de la feuille placée au-dessus, et ensuite de la dernière, s'il y en a encore une plus haut. Une telle union des faisceaux s'accomplit, en général, à l'insertion de chaque feuille dans cette famille. Le *Glyceria fluitans* m'a aussi donné de beaux exemples du commencement de ce renflement dû à la multiplication des éléments vasculaires, où l'on voyait le renflement débuter par la juxtaposition de courtes séries de cellules vasculaires s'ajoutant autour d'un vaisseau de récente formation, dont je parlerai plus tard.

De même que le premier vaisseau du rachis primaire naît quelquefois sur deux points à la fois, de même on trouve parfois, dans les rameaux primaires, le premier vaisseau commençant simultanément aussi sur deux points, près de l'insertion et plus haut, au-dessous de l'épillet le plus élevé. Ces deux parties vasculaires se réunissent, et sur ce premier vaisseau s'insèrent les premiers vaisseaux des ramules latéraux. Il y a donc sous chaque épillet d'abord un vaisseau auquel s'en ajoutent bientôt d'autres ; ce fascicule, primitivement simple, se bifurque sous les glumes, et ses branches sont dirigées vers la

base de celles-ci. Déjà avant cette bifurcation, on peut trouver un peu plus haut, sous la première fleur, un vaisseau du réceptacle indépendant des autres, et en même temps, ou parfois auparavant, un vaisseau libre aussi dans le deuxième mérithalle de l'épillet. Ces vaisseaux, ou le fascicule dont ils sont le début, s'insèrent sur la fourche sous-glumaire, où se fait une assez grande multiplication de cellules vasculaires. Un vaisseau, ordinairement libre d'abord, se fait ainsi successivement dans chaque article du sympode qui constitue l'épillet (inflorescences de 7 millim. et plus); cependant on trouve quelquefois que le vaisseau d'un mérithalle donné est déjà inséré sur le vaisseau du mérithalle précédent, quand ce dernier est encore libre par la base. Assez souvent aussi ces premiers vaisseaux mérithalliens sont unis de bonne heure à ceux qui sont au-dessous, en sorte que le dernier formé peut être le seul libre.

Dans le *Poa annua*, les vaisseaux des filets des étamines naissent libres aussi par la base, indépendants les uns des autres et de ceux du faisceau réceptaculaire ; ils existent même avant qu'un vaisseau soit apparu dans les glumes et dans les glumelles. En outre, il m'est arrivé de trouver que la glume inférieure (la petite) ne présentait pas de vaisseau quand la glume supérieure (la grande) en avait un commençant un peu au-dessous du sommet de la nervure médiane. Et dans des glumes plus avancées il peut exister des vaisseaux au sommet et à la base de la nervure médiane, quand il n'y en a pas encore dans la région moyenne.

Des deux glumelles, c'est l'externe ou inférieure qui, la première, possède des vaisseaux ; mais, ainsi que je viens de le dire, les étamines en ont avant les glumelles et, dans la fleur inférieure, elles en sont pourvues avant les glumes. Je citerai d'autres exemples de ce fait.

VIII. — *Formation des feuilles et apparition de leurs premiers vaisseaux chez des* Iris, Allium, Funkia, Hemerocallis, *etc.* (1).

Dans toute feuille à accroissement basipète, le sommet est-il la partie la plus âgée et la base la partie la plus jeune? Le dernier cas paraît être la réalité quand on n'a pas de point de repère. Par en haut, les poils naissent tôt, et, dans certaines plantes, comme l'*Aubrietia macrostyla*, le premier vaisseau des feuilles du bourgeon terminal, dont la végétation est très active, commence près du sommet de la lame ; mais on revient au doute, quand, dans les autres bourgeons, on voit le premier vaisseau débuter dans la tige, près de l'insertion de la feuille, et monter dans celle-ci, bien que la base semble être plus jeune que le sommet, puisque les poils et plus tard les principales nervures pinnées naissent de haut en bas (*Aubrietia*, *Arabis*, etc.). Cette ascension du premier vaisseau est le cas le plus fréquent. Pendant l'accroissement basipète, c'est-à-dire pendant le renouvellement des cellules plus longtemps prolongé en bas qu'en haut, les restes de ce vaisseau et aussi l'existence de vaisseaux plus jeunes sont des témoins de ce qui a été antérieurement. Leur présence prouve que la partie inférieure de la feuille, quoique sans cesse renouvelée dans ses éléments cellulaires pendant la jeunesse, est plus âgée morphologiquement qu'elle ne paraît; on peut croire qu'elle existait avant la partie supérieure, ou tout au moins que les cellules du bourrelet initial ont concouru à la formation de la base et du sommet. Le doute n'est plus possible, du moins très fréquemment, quand il existe une gaine ouverte ou tubuleuse; on observe celle-ci souvent déjà dans des feuilles d'un tiers ou d'un cinquième de millimètre. La gaine restant assez longtemps très réduite, c'est dans la partie inférieure de la lame que l'accroissement prédomine (*Iris*, *Allium nutans*, etc.). Dans le *Sanguisorba carnea*, etc., ce n'est pas la foliole terminale qui naît d'abord, c'est la partie inférieure dilatée du

(1) Lu à l'Académie des sciences, le 7 mai 1880.

rachis ; les folioles apparaissent ensuite de haut en bas, ainsi que leurs dents, et en elles les premiers vaisseaux de leurs nervures pinnées, après ceux de la nervure médiane, bien entendu.

Il ne peut être contesté que, chez les *Iris*, la gaine précède la lame. Un bourrelet embrassant le sommet de l'axe se forme d'abord. Ce bourrelet s'exhausse ; son accroissement prédominant du côté dorsal, il en résulte bientôt une sorte de capuchon. Alors seulement commence la lame ensiforme, qui s'élève sur lui, de bas en haut dans le principe ; mais bientôt apparaît l'accroissement basipète de cette lame.

Dans de jeunes individus d'*Allium ciliare*, dont il ne sort du bulbe que deux feuilles grêles, il y a toujours, au centre, des feuilles formées par une simple gaine, qui peut avoir 3, 4, jusqu'à 7 millimètres de hauteur, laquelle gaine ne présente au sommet qu'une petite ouverture oblique. Les feuilles des bourgeons axillaires débutent de la même manière. Ces feuilles commencent aussi par un bourrelet plus élevé du côté dorsal ; mais on trouve parfois l'ouverture presque horizontale. Le côté dorsal croissant davantage, l'ouverture devient de plus en plus oblique et finit par être latérale, un peu au-dessous du sommet. Ce sommet, continuant de s'allonger, produit une lame qui surmonte alors la gaine comme un apicule d'abord très court, puis graduellement de plus en plus élevé. Il est donc bien évident qu'ici encore la gaine précède la lame.

Pour les Graminées, qui offrent des faits analogues, je renvoie à la page 299.

Chez l'*Allium nutans*, le bourrelet initial a $0^{mm},33$ à $0^{mm},35$, quand il se ferme en avant. Alors la gaine existe évidemment ; mais comment pourrait-on caractériser la lame? On n'aurait pas même la ressource de dire que celle-ci est la partie dorsale qui prédomine sur la partie antérieure ; car la limite de la lame et de la gaine est nettement accusée à l'extérieur, dans la feuille parfaite, par le changement de couleur, et, à l'intérieur, par la cessation des faisceaux de la face antérieure de la lame,

qui donne lieu à un sinus profond, étendu de bas en haut sur une longueur de 5 à 6 millim. Il est donc avéré que la gaine existe quand il est impossible de prouver la présence de la lame.

Voici maintenant un exemple de gaine ouverte ; je le signale, parce que, sans un examen attentif, on peut croire à la naissance primitive de la lame. Il est donné par l'*Hemerocallis fulva*. La petite éminence commence du côté dorsal ; elle s'étend latéralement et est déjà embrassante quand elle n'a que $0^{mm},19$ de hauteur. Pendant qu'elle s'exhausse du côté du dos, la partie antérieure reste surbaissée. Celle-ci accuse donc la présence de la gaine ouverte, quand on ne peut démontrer l'existence de la lame. Bientôt cependant la partie dorsale se dilatant en capuchon, la lame alors seulement devient manifeste. Ce capuchon reste terminal et est soulevé par l'accroissement basipète. La dilatation basilaire, antérieure au capuchon, prouve, comme l'existence d'une gaine fermée, que la base de la feuille existe dès le plus jeune âge, et que le plus grand accroissement de la feuille a lieu d'abord au-dessus de cette base dilatée, comme au-dessus de la gaine de l'*Allium nutans*, etc., et même de la gaine ouverte des *Iris*, qui restent quelque temps très réduites.

Mon opinion de 1853 est donc confirmée par ces divers exemples. Voyons dans quel ordre apparaissent les premiers vaisseaux. Gaudichaud pensait qu'ils naissent dans le mérithalle tigellaire (1) ou, comme l'on dit à présent, avec MM. J. Hanstein, Sachs, de Bary, etc., dans la trace de la feuille. J'ai montré qu'ils débutent quelquefois dans la feuille proprement dite. Dans les plantes que je vais nommer, à part un seul exemple, le premier vaisseau monte de la tige et s'avance de bas en haut, souvent sans interruption, dans la première nervure (*qui n'est pas la médiane dans les* Iris).

La structure la plus simple, parmi les plantes citées ici, est offerte par les *Funkia*, qui ne présentent que des *nervures pri-*

(1) Ce n'est pas là une confirmation de la théorie phytonienne, ni une contradiction à mes anciens travaux. Je reviendrai prochainement sur cette théorie.

maires, c'est-à-dire de celles dans lesquelles les vaisseaux apparaissent successivement, d'abord dans la médiane, ensuite dans celles qui sont de plus en plus rapprochées des bords. Les plus externes, on le sait, s'arrêtent le plus bas dans la lame. J'appelle *nervures secondaires, tertiaires* et *quaternaires* les nervures longitudinales qui, dans d'autres plantes, s'interposent aux primaires. Dans les feuilles des *Funkia* que j'ai étudiés, il ne se développe entre les nervures primaires, les unissant entre elles, que les nervules transverses, plus ou moins obliques et plus ou moins reliées les unes aux autres; elles naissent de haut en bas, je le dis une fois pour toutes, dans les plantes dont je vais parler.

Dans le *Funkia lancifolia*, j'ai vu les vaisseaux se développer assez régulièrement de bas en haut, au moins dans les nervures primaires les plus proches de la région moyenne. Toutes ces nervures s'unissent à leur voisine par leur extrémité supérieure, et les groupes vasculaires y prennent un développement considérable au sommet de la lame : c'est le cas ordinaire dans ces sortes de feuilles.

Dans le *Funkia ovata*, les vaisseaux des nervures primaires se développent moins régulièrement de bas en haut ; ils apparaissent plus fréquemment par fragments et commencent quelquefois vers le tiers ou la moitié de la hauteur, quand on n'en voit pas encore entrer dans la base de la feuille. A part cette apparition plus fragmentée, tout, du reste, s'accomplit comme dans l'espèce précédente.

Dans les *Hemerocallis fulva, flava, disticha*, le premier vaisseau de la nervure médiane monte de la tige; mais souvent, dès les premières nervures latérales, la formation fragmentée des vaisseaux se présente à diverses hauteurs, et parfois même avant qu'il en soit entré dans la base. Dans ces *Hemerocallis*, des nervures secondaires, tertiaires et quaternaires s'interposent aux primaires, d'abord dans la partie supérieure, par l'effet de l'accroissement de haut en bas, et à différentes hauteurs; leurs vaisseaux descendent ensuite dans la lame. On en peut trouver ainsi des fascicules s'atténuant de haut en bas et

finissant à des hauteurs variables. Dans ces Hémérocalles, les faisceaux de divers ordres sont rangés sensiblement sur le même plan. Ils sont placés de même dans les *Agraphis* et dans le *Tradescantia virginica*.

Une feuille de 102 millim. d'*Agraphis cernua* est fort intéressante, en ce que, en même temps qu'il descend d'en haut des fascicules vasculaires secondaires ou tertiaires, on trouve encore des faisceaux primaires (les deuxième, troisième ou quatrième de chaque côté) incomplets dans la région moyenne, leur partie supérieure offrant des vaisseaux descendant à la rencontre de ceux qui montent d'en bas. Les deux bouts sont d'autant plus éloignés l'un de l'autre que le faisceau est plus externe, c'est-à-dire plus rapproché du bord.

Les *Allium nutans* et *odorum* présentent un autre caractère : les faisceaux primaires et les secondaires sont sur des plans différents. Des feuilles de 4 millim. d'*Allium odorum* reçoivent à leur base l'extrémité atténuée d'un faisceau venant de la tige et en relation avec le réseau de celle-ci. Dans une feuille de $8^{mm},30$, ce faisceau médian, terminé par un seul vaisseau, arrive à assez petite distance du sommet ; tandis qu'un faisceau vasculaire entre dans la base d'une nervure primaire de chaque côté. Dans une feuille de 17 millim., quand le vaisseau de la première nervure latérale de chaque côté atteignait la hauteur de la gaine, il se formait, dans la région supérieure de chacune de ces deux nervures latérales, un vaisseau qui était libre par les deux bouts. Dans une feuille de 36 millim., un deuxième faisceau vasculaire pénètre dans la base de la feuille de chaque côté. Les deux premiers latéraux sont arrivés au sommet de celle-ci, où ils sont unis avec la nervure médiane ; mais, de plus, il y a en haut deux autres faisceaux latéraux de chaque côté ; les vaisseaux des deux plus avancés de ces quatre nouveaux latéraux d'en haut descendent vers ceux qui en bas ne font qu'entrer dans la feuille. Au contraire, les vaisseaux des deux plus petits latéraux supérieurs, qui sont les plus externes, descendent bien aussi ; mais aucun fascicule vasculaire ne leur correspond encore par en bas. La feuille est donc

beaucoup plus avancée en haut qu'en bas; néanmoins, il n'y a encore aucun faisceau secondaire. Dans une feuille de 80 millim., des faisceaux vasculaires secondaires sont nés : insérés par en haut sur des faisceaux primaires, quelques-uns s'étendent sur une grande longueur; ils finissent vers le milieu de la feuille, quand les faisceaux primaires ne sont pas encore complétés par en bas. Ce qui est surtout à remarquer, c'est que sept à huit fascicules secondaires descendent près de la face supérieure de la lame; tandis que les faisceaux primaires, avec deux ou trois secondaires, sont plus rapprochés de la face dorsale. Dans une feuille plus âgée, les faisceaux de la face supérieure s'arrêtent au-dessus de la gaine, où ils sont reliés vasculairement les uns aux autres et avec les primaires latéraux voisins; de façon à dessiner le sinus vaginal ascendant, dont j'ai parlé plus haut, qui établit rigoureusement la limite de la gaine et de la lame.

L'espace me faisant défaut, je dirai seulement que, dans l'*Allium nutans*, après le premier vaisseau de la nervure médiane, qui continue un faisceau montant de la tige et s'élève d'ordinaire régulièrement de bas en haut, ne présentant que bien rarement un fragment à sa partie supérieure, les premiers vaisseaux des nervures primaires latérales, au contraire, apparaissent d'abord libres par les deux bouts dans la région moyenne de la lame, avant qu'il en soit arrivé de la tige à leur rencontre; j'ajouterai que ces faisceaux primaires sont placés un peu en arrière du plan moyen de la lame, et que les faisceaux secondaires, sensiblement sur deux plans, sont rangés les uns sous la face supérieure de la lame, les autres sous la face dorsale. Ils peuvent s'allonger par fragments comme les primaires.

Dans l'*Allium ciliare*, j'ai vu le premier vaisseau commencer dans la nervure médiane, au-dessus de la région moyenne, quand la pointe du faisceau vasculaire venant de la tige atteignait seulement la base de la feuille.

L'ascension des vaisseaux, qui a lieu de la tige dans la nervure médiane, puis dans les nervures de plus en plus laté-

rales, se continue dans la partie antérieure de la gaine (*Allium nutans*, *odorum*, etc.), de façon que ce sont les faisceaux les plus rapprochés du milieu de cette face de la gaine qui en sont les derniers pourvus. On y voit monter des vaisseaux qui s'y propagent de bas en haut, ou par fragments se rejoignant à diverses hauteurs. Ceux qui sont au-dessous des bords de la lame s'unissent à ceux qui descendent le long des bords de cette lame, les autres vont se relier par leur bout supérieur, plus ou moins près du haut de la gaine, au côté de celui qui les a précédés immédiatement.

La singulière forme de la feuille des *Iris* a frappé tous les botanistes ; on l'a considérée comme une feuille pliée sur elle-même, et dont les deux côtés seraient soudés par la face supérieure. Quand on en fait une coupe transversale, on ne lui trouve rien de bien apparemment anomal à première vue ; mais un examen attentif fait voir qu'à la place de la nervure médiane n'est pas le plus gros faisceau, ni le premier né ; il y a là, au contraire, un ou deux des plus petits. Les plus forts et les premiers apparents sont situés vers le milieu de chaque face latérale. En suivant l'apparition des vaisseaux, on trouve que c'est dans l'un de ces plus gros faisceaux, placé un peu plus près du dos que du bord antérieur, que monte de la tige le premier vaisseau. Celui qui vient ensuite entre dans un faisceau situé un peu plus en avant et du côté opposé, puis il en naît un dans un faisceau plus dorsal ; ils se succèdent ainsi à droite et à gauche de la nervure principale ou *médiane de chaque face*, en sorte que la nervure qui occupe la place de la nervure médiane vraie de la feuille et qui en a l'orientation n'en possède que bien après les gros faisceaux du milieu des faces. Toutefois, ce sont les nervures longitudinales les plus rapprochées du bord antérieur qui en acquièrent les dernières.

Le premier vaisseau de chacune des principales nervures primaires monte ordinairement de la tige ; mais, comme ailleurs, les vaisseaux des nervures plus rapprochées des bords, surtout du bord antérieur, apparaissent souvent libres par les deux bouts dans la lame elle-même.

L'espace disponible m'obligeant à être bref, j'ajouterai seulement qu'outre les faisceaux primaires il y a encore des faisceaux longitudinaux secondaires. On les voit commencer à diverses hauteurs, souvent dans la région moyenne (*Iris germanica*) ; d'autres débutent plus haut : d'abord libres par les deux bouts, ils s'unissent ensuite par leur extrémité supérieure à un ou deux faisceaux voisins, tandis que l'autre extrémité s'allonge par en bas (*Iris ruthenica*, bel exemple). Quelques-uns s'étendent par fragments d'abord isolés, réunis plus tard (*Iris lutescens*). Tous ces faisceaux secondaires ou tertiaires, etc., ne descendent pas jusqu'au bas de la feuille; beaucoup se terminent au côté de l'un des deux faisceaux voisins, auxquels ils se relient aussi çà et là par des fascicules transverses.

Conclusions. — Les expressions *formation basifuge* et *formation basipète* ont été instituées pour désigner d'ordre d'apparition des parties externes de la feuille (folioles, lobes et dents) ; les feuilles de la plupart des Monocotylédones n'ayant à l'extérieur, pour les caractériser (les poils n'existant souvent pas, et la gaine, quand elle est ouverte, n'étant pas toujours bien sensible), que leurs nervures longitudinales à peu près parallèles, et les vaisseaux de celles-ci naissant les uns de bas en haut, les autres de haut en bas, on ne peut ranger ces feuilles dans un type exclusivement basipète ; il est donc rationnel de désigner par *formation parallèle* le type qu'elles constituent, comme je l'ai fait dès 1853.

IX. — *Ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans l'épi du* Lepturus subulatus (1).

Le *Lepturus subulatus*, en produisant des rameaux de divers ordres, donne des épis de moins en moins riches en épillets. Les épis les premiers nés ont souvent quinze, seize et jusqu'à vingt et vingt et un épillets de chaque côté, tandis que les épis des dernières branches peuvent n'avoir que trois épillets

(1) Lu à l'Académie des sciences, le 4 octobre 1880.

dans chaque rangée, plus l'épillet terminal. J'ai déjà dit que les mérithalles du rachis naissent de bas en haut (voy. p. 310 et suiv.,) mais que, dans les épis de moyenne grandeur que j'avais seuls pu étudier, l'accroissement prédominant de très bonne heure au sommet du rachis, ce sont les épillets supérieurs qui se développent les premiers. Mes nouveaux résultats sont identiques. Je vais appuyer davantage sur l'apparition des rameaux ou épillets.

Il est formé d'abord, de bas en haut sur le rachis, des bourrelets annulaires très peu saillants. La partie axillante plus proéminente est un peu surbaissée, décrivant ainsi une courbe dans laquelle naîtra le rameau axillaire. La partie opposée du même anneau est moins saillante; c'est à cet endroit que naît le rameau correspondant de la série opposée. En bas du rachis, ces anneaux sont parfaitement continus; plus haut, les côtés en sont souvent à peine sensibles. A la place qui doit produire un rameau, il se fait de chaque côté, en travers de l'anneau, un sillon oblique, de façon à dessiner, très légèrement dans le principe, un espace lenticulaire, allongé horizontalement dans l'aisselle du bourrelet foliaire précédent. Cet espace lenticulaire n'est d'abord que très peu proéminent. Il ne l'est pas davantage que le faible bourrelet initial. Mais les côtés, qui, en s'élevant, ont formé les sillons obliques, continuent de croître et délimitent latéralement la cavité au fond de laquelle sera inséré le rameau. Il est fait ainsi de bas en haut, dans toutes les aisselles, de telles lentilles ou espaces lenticulaires. Si l'on tient à appeller *rameau* l'espace lenticulaire, on peut dire, dans beaucoup de cas, que les rameaux naissent de bas en haut; mais il arrive aussi, l'accroissement étant très prompt, que des lentilles assez haut placées sont formées en même temps que les inférieures. En outre, on trouve très souvent que les mérithalles, ou mieux les articles supérieurs (qui comprennent un bourrelet axillant et une lentille gemmipare), *sont dès leur début plus grands, plus étendus verticalement* que les articles inférieurs : ce qui prouve que, dans cette plante, la prédominance de l'accroissement, dans

la région supérieure de l'épi, coïncide à peu près exactement avec la naissance des rameaux ou épillets. C'est pour cela que, dans les épis de moyenne grandeur, les lentilles supérieures s'élèvent tout de suite chacune en un rameau, et qu'ainsi les rameaux vrais apparaissent de haut en bas. En effet, ils ont en haut des dimensions relativement considérables, quand les lentilles inférieures n'ont pas changé d'aspect (1).

C'est là toujours le cas dans les épis qui ont jusqu'à neuf et dix épillets de chaque côté. Mais, dans les grandes inflorescences, il n'est pas rare de trouver que c'est la onzième ou la douzième lentille, à compter d'en bas, qui la première croît en un rameau. Alors, au-dessous les rameaux se développent de haut en bas, et au-dessus de bas en haut. Un peu plus tard, l'accroissement prédominant par en haut, ces rameaux supérieurs dépassent tous les autres en hauteur.

Il me semble que ce dernier exemple est favorable à l'opinion que j'ai émise sur la naissance préalable des rameaux supérieurs des épis de moyenne grandeur, car, pour soutenir l'avis contraire, c'est-à-dire que toujours les rameaux naissent de bas en haut, il faut admettre que constamment l'accroissement va en s'exagérant de bas en haut. Or, il est évident que cette assertion n'explique pas les cas mentionnés ici, puisque, par exemple, dans un épi de 1^{mm},45, qui avait dix-huit articles de chaque côté, c'est le onzième qui, *seul encore*, était accru en rameau ; dans un autre épi un peu plus avancé, c'étaient le dixième d'un côté et le onzième de l'autre, qui avaient le plus de développement. On est donc bien forcé de reconnaître que, dans certains cas, c'est la *région moyenne* du jeune rachis qui a le plus d'activité, comme dans d'autres c'est la *région inférieure*, et ailleurs la *région supérieure*. Je crois devoir

(1) Quand on regarde de profil ces espaces lenticulaires, ils apparaissent chacun comme un triangle à côtés un peu courbes. On est alors tenté de considérer la hauteur du triangle comme celle du rameau. C'est une erreur. La vraie hauteur est donnée par la perpendiculaire menée sur le milieu de la corde de l'arc formé par le côté libre. Cette hauteur n'est que d'un demi ou un quart de centième de millimètre, et souvent même, au bas du rachis, ce côté libre est limité par une droite.

rappeler, à cet égard, l'inflorescence du *Nardus stricta*, où l'observation n'est pas gênée par la naissance préalable de bourrelets foliaires axillants (voy. p. 310).

APPARITION DES PREMIERS VAISSEAUX DU RACHIS. — J'ai rattaché l'inflorescence du *Lepturus subulatus* au troisième type que j'ai décrit à la page 315. Des coupes transversales faites vers la région moyenne de l'épi montrent en effet deux systèmes de trois faisceaux opposés, situés dans le plan perpendiculaire au plan suivant lequel sont insérées les deux séries d'épillets. Plus bas, un ou deux faisceaux s'interposent aux deux arcs ou systèmes, ou s'ajoutent aux côtés de ceux-ci, en sorte qu'à la partie inférieure du rachis il y a quatre à cinq faisceaux dans chaque système latéral. Dans le pédoncule encore jeune, on retrouve les deux systèmes opposés, avec le plus gros faisceau au milieu de chaque arc. Vers le haut du rachis, le nombre des faisceaux diminue graduellement et est réduit aux deux faisceaux primaires près du sommet, rarement à un seul. Il faut ajouter qu'à un âge avancé, des faisceaux périphériques existent sous les faces convexes et vertes du rachis, et, au-dessous des épillets, leurs anastomoses sont plus nombreuses que plus bas.

Le premier vaisseau qui apparaît dans le rachis existe dans l'un des deux faisceaux primaires. On le trouve à des hauteurs variables.

I. Deux épis (de 1^{mm},35 et de 1^{mm},70) me l'ont montré dans la moitié supérieure du rachis. — II. Deux épis (de 1^{mm},20 et de 1^{mm},80) l'avaient dans le troisième quart de la hauteur du rachis. — III. Un épi de 1^{mm},95 avait son premier vaisseau, long de 0^{mm},38, vers la moitié de la hauteur du rachis. — IV. Un épi de 1^{mm},75 avait un court vaisseau vers le tiers inférieur du rachis. — V. Un épi de 1^{mm},30 avait un vaisseau dans chacun des deux faisceaux primaires : l'un plus long, étendu du voisinage de la base du rachis jusqu'assez près du sommet ; l'autre plus court, occupant la région moyenne. — VI. Un épi de 1^{mm},65 avait deux vaisseaux montant un peu plus haut que le rameau latéral le plus élevé et descendant au niveau de

l'aisselle du deuxième de la série A (celle qui a le rameau inférieur le plus bas placé). Les épis qui précèdent n'avaient que cinq à neuf épillets de chaque côté. — VII. Un épi de 2^{mm},80, ayant dix-huit épillets de chaque côté, avait un seul vaisseau étendu depuis le niveau du cinquième épillet de la série A jusqu'au onzième, à compter d'en bas. — VIII. Dans un épi haut de 2^{mm},20, ayant dix-sept épillets de chaque côté, le seul vaisseau existant était étendu depuis le niveau du quatrième épillet de l'une des séries jusqu'au treizième épillet. — IX. Un autre épi de 3^{mm},45, ayant vingt épillets de chaque côté, avait deux vaisseaux étendus : l'un depuis le troisième rameau de A jusqu'au vingtième; l'autre depuis le niveau du cinquième rameau jusqu'au dix-neuvième. — X. Un épi de 2^{mm},25 avait aussi deux vaisseaux : l'un descendait jusqu'au niveau du troisième épillet d'en bas, l'autre jusqu'au sixième; ces deux vaisseaux montaient jusqu'auprès des épillets latéraux supérieurs. — XI. Un épi de 14 millim. n'avait encore de vaisseaux que dans les deux faisceaux primaires. — XII. Un autre épi, de 14^{mm},50, avait des vaisseaux dans chacun des deux faisceaux primaires, et, de plus, il offrait, *de chaque côté de l'un seulement des deux faisceaux primaires*, un vaisseau dans le premier faisceau latéral voisin. Ces vaisseaux n'existaient qu'au niveau du cinquième et du huitième épillet de la série A. Il y avait donc quatre faisceaux du rachis pourvus de vaisseaux. Cela est d'autant plus remarquable qu'aucun des épillets ne contenait encore de vaisseaux. — XIII. Dans le rachis d'un épi de 26 millimètres, ayant douze épillets dans chaque série, il y avait, *de chaque côté des deux faisceaux primaires*, dans la partie inférieure de l'épi, jusque vers le cinquième et le sixième épillet d'en bas, un vaisseau dans le faisceau latéral voisin. Par conséquent, il y avait six faisceaux, opposés trois à trois, pourvus de vaisseaux, bien qu'il n'y eût encore de vaisseau dans aucun épillet. — XIV. Un état analogue fut donné par un épi de 18 millimètres.

Apparition des vaisseaux dans les rangées d'épillets. — Il est utile de rappeler que, dans ces jeunes épis, les épillets

supérieurs sont de beaucoup les plus avancés ; il n'est donc pas étonnant que les premiers ils présentent des vaisseaux.

Dans un épi de 30 millimètres qui, comme les derniers exemples cités, a, dans la partie inférieure du rachis, des vaisseaux dans six faisceaux, *deux épillets seulement sur vingt-cinq* sont pourvus de vaisseaux. Ce sont l'épillet terminal et le latéral le plus haut placé.

Un épi de 47 millimètres, ayant vingt-trois épillets, ne présentait de vaisseaux que *dans les trois épillets supérieurs*, et le terminal, plus avancé que les autres, avait seul des vaisseaux dans les étamines.

Un épi de 50 millimètres, ayant vingt-neuf épillets, avait, *dans les cinq épillets supérieurs*, des vaisseaux d'autant moins développés que ces épillets étaient situés plus bas. Ici encore l'épillet terminal seul avait des vaisseaux dans ses étamines. A l'intérieur des glumes se retrouvaient les vaisseaux ascendants et les vaisseaux descendants que j'ai décrits ailleurs, et sur lesquels je reviendrai plus loin.

Ces exemples suffisent ; j'ajouterai seulement que les vaisseaux apparaissent successivement dans les épillets de plus en plus bas placés, de sorte que ce sont toujours les inférieurs qui en sont les derniers pourvus.

Ordre d'apparition des premiers vaisseaux de chacun des épillets. — L'épillet terminal et les épillets latéraux m'ont offert quelques différences notables. L'épillet terminal étant ordinairement le plus avancé, c'est par lui qu'il convient de commencer.

Épillet terminal. — Dans l'épillet terminal d'un épi de 26 millimètres il existait, dans le bas de la nervure médiane de la glume inférieure, un fascicule qui prolongeait l'un des faisceaux vasculaires primaires du rachis. Dans la glume supérieure montait, à une petite hauteur aussi, un fascicule ; mais il était libre par les deux bouts, et sa base se dirigeait vers le haut de l'autre faisceau primaire du rachis. En outre, dans la partie supérieure des deux glumes était un groupe vasculaire descendant vers le fascicule qui montait. De ce groupe

vasculaire descendant partaient de chaque côté deux ou trois fascicules qui descendaient dans des nervures latérales, auxquelles, par en bas, n'arrivait encore aucun vaisseau. Il y avait aussi sous la glumelle inférieure un fascicule terminé par un vaisseau, qui montait assez haut dans la nervure médiane et qui était libre par en bas. Tout près, au-dessous des organes sexuels, était un autre fascicule gros et court, libre aussi par les deux bouts.

Un épi de 25 millimètres était vasculairement plus avancé que les précédents. Le faisceau vasculaire de la nervure médiane de chacune des deux glumes de l'épillet terminal prolongeait un des deux faisceaux primaires du rachis, et ces deux faisceaux glumaires étaient renflés à leur insertion dans le réceptacle. Mais le fascicule de la nervure médiane de la glumelle inférieure était encore libre par la base, et aussi un court vaisseau du réceptacle, placé à quelque distance au-dessous des organes sexuels. Les étamines n'avaient pas de vaisseaux.

Dans un épi de 30 millimètres, c'était la glume inférieure de l'épi terminal qui était la plus avancée au point de vue vasculaire, puis la glume supérieure, ensuite la glumelle inférieure de la fleur; la glumelle supérieure n'avait pas de vaisseaux; les étamines en possédaient.

Épillets latéraux. — J'ai toujours trouvé, dans ce *Lepturus*, que les premiers vaisseaux des épillets latéraux naissent libres, indépendants de ceux du rachis, et relativement loin d'eux, et, bien que j'aie vu quelquefois le premier fascicule de la glume plus avancé que celui de la glumelle inférieure, je ne l'ai jamais rencontré seul; toujours, au contraire, le premier vaisseau ou fascicule apparu appartenait à la glumelle inférieure de la fleur. Ensuite seulement naît le premier vaisseau ou fascicule de la nervure médiane de la glume, et peu de temps après un vaisseau ou fascicule court un peu au-dessous des organes sexuels. Les étamines n'acquièrent de vaisseaux que plus tard, et, dans les cas convenables observés, le premier vaisseau de la glumelle supérieure, né dans le réceptacle, était bien moins avancé que ceux qui étaient nés dans les étamines.

Ces derniers étaient toujours libres par la base, éloignés des autres vaisseaux du réceptacle.

Après ces premiers vaisseaux, apparaissent ceux des nervures latérales des glumes et des glumelles. La naissance de ces vaisseaux latéraux m'a présenté une différence remarquable dans les glumes et dans les glumelles inférieures : c'est que, dans les glumes, le développement des vaisseaux descendants prédomine de beaucoup, tandis que, dans les gumelles inférieures, ce sont les vaisseaux ascendants qui sont prédominants. Dans les glumes, je le répète, on trouve souvent qu'un fort groupe de cellules vasculaires naît près du sommet de la nervure médiane, même avant que le fascicule qui monte du réceptacle ait atteint la base de la lame ; puis, du sommet de ce groupe supérieur part de chaque côté un groupe secondaire qui descend dans une nervure latérale. Pendant que ces trois faisceaux s'allongent par en bas, il naît sur leurs côtés d'autres groupes vasculaires qui descendent dans des nervures interposées de troisième ou de quatrième ordre, ou dans des marginales. Ces vaisseaux arrivent souvent près de la base de la lame avant que l'on y voie entrer des vaisseaux venus de l'axe. Cependant on trouve de bonne heure de nombreux fascicules épars dans l'insertion de l'épillet, dont je vais m'occuper maintenant.

Insertion vasculaire des épillets. — Sous les jeunes épillets latéraux, qui n'ont encore que les premiers fascicules, vasculairement libres, de la glume, de la glumelle, etc., ces premiers vaisseaux sont entourés par l'ébauche d'un faisceau de cellules incolores, qui est obliquement étendu jusqu'aux deux faisceaux primaires du rachis, si c'est un des épillets supérieurs que l'on observe. Un peu plus tard, les divers faisceaux de l'épillet s'allongent par en bas et se trouvent reliés entre eux et aux deux faisceaux primaires par un épatement vasculaire formé dans ce tissu d'insertion.

Si c'est un des épillets inférieurs d'un épi plus âgé, c'est-à-dire situé dans la partie du rachis où il y a deux systèmes opposés de trois, quatre ou cinq faisceaux, il se fait sous chaque

épillet un arc vasculaire continu, qui réunit les faisceaux latéraux (du côté correspondant) des deux systèmes de faisceaux. Cet arc ou épatement vasculaire s'écarte et constitue un peu plus haut l'axe court de l'épillet, etc.

J'ai dit qu'en faisant, de bas en haut, des coupes transversales du rachis, on remarque que le nombre des faisceaux de ce rachis diminue graduellement : c'est que çà et là un des faisceaux du rachis se termine dans une de ces insertions d'épillets, de sorte que l'on arrive à n'avoir plus successivement que six, cinq, quatre, trois et deux faisceaux principaux, rarement un seul, dans le rachis. Ce sont les faisceaux les plus rapprochés des deux primaires qui disparaissent les derniers.

Ce n'est pas tout : dans des épis suffisamment âgés, on trouve que ce plexus ou épatement qui constitue l'insertion vasculaire des épillets est relié aux fascicules périphériques du rachis, dont un grand nombre monte dans la glume correspondante, où ils se terminent à une petite hauteur en s'unissant aux faisceaux de cette glume.

X. — *Ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans l'inflorescence du* Mibora verna (1).

J'ai dit (p. 307) que la tige foliifère du *Mibora verna* produit d'abord un petit axe d'inflorescence droit, non cylindrique, et que cet axe devient légèrement flexueux sur deux côtés opposés. Plusieurs sinus très faibles peuvent déjà débuter sur des axes de vingt centièmes de millimètre de hauteur. Ce sont les sinus inférieurs qui apparaissent les premiers. Bientôt les sinus saillants deviennent plus proéminents et ceux du milieu ne tardent pas à dépasser les inférieurs. Un peu après, ils sont eux-mêmes dépassés par les supérieurs. Chacun de ces sinus devenant un rameau, les rameaux supérieurs sont plus avancés que les inférieurs. Alors le sommet de l'axe produit l'épillet terminal qui, le premier, présente ses enveloppes et les organes

(1) Lu à l'Académie des sciences, le 13 octobre 1880

sexuels. Après lui, c'est le rameau latéral le plus haut placé qui donne le deuxième épillet, et ainsi de suite des autres régulièrement de haut en bas. Il est ainsi formé fréquemment huit ou neuf épillets, plus rarement dix ou onze.

Quand les premiers vaisseaux du rachis sont apparus, ceux de ses jeunes rameaux ou épillets naissent, non dans l'ordre d'apparition des sinus, c'est-à-dire de bas en haut, mais dans l'ordre de formation des fleurs (chaque épillet étant uniflore), c'est-à-dire que ce sont les rameaux ou épillets supérieurs qui sont les premiers pourvus de vaisseaux et les inférieurs les derniers (1).

Voici comment s'accomplit l'apparition des premiers vaisseaux dans les épis de cette intéressante petite plante.

I. Dans une inflorescence de $0^{mm},85$ qui, outre l'épillet terminal, en avait quatre latéraux dans la série A (celle dont l'épilllet inférieur est le plus bas placé) et trois dans la série A', il y avait dans le rachis un seul vaisseau flexueux comme lui. Ce vaisseau, libre par les deux bouts, s'arrêtait par en bas au niveau du deuxième épillet de la série A, à compter d'en bas, tandis que, par en haut, il arrivait à la hauteur de l'aisselle de l'épillet latéral le plus élevé.

II. Dans un épi un peu plus âgé, haut de $1^{mm},25$, qui avait le même nombre d'épillets, il n'y avait aussi, à l'intérieur du rachis, qu'un seul vaisseau, également libre par les deux bouts; il descendait au niveau de l'aisselle de l'épillet le plus bas placé, et, par en haut, il arrivait au réceptacle de la fleur terminale.

III. Dans une inflorescence un peu plus avancée, ayant aussi huit épillets, il existait dans le rachis deux fascicules pourvus de vaisseaux. Le plus ancien avait deux vaisseaux, qui s'étendaient jusque dans le réceptacle de la fleur terminale;

(1) Je crois devoir rappeler qu'outre le *Mibora verna*, dont il s'agit ici, et le *Lepturus subulatus*, décrit à la page 330, j'ai cité antérieurement le *Nardus stricta* comme présentant des vaisseaux d'abord dans ses épillets supérieurs, et en dernier lieu dans les inférieurs (p. 316); tandis que, chez d'autres Graminées, ce sont les épillets de la région moyenne qui, les premiers, possèdent des vaisseaux.

par en bas, ils descendaient dans la tige proprement dite (feuillue), où ils étaient renforcés par d'autres cellules vasculaires. Ces vaisseaux montaient dans la fleur terminale au niveau des glumelles, *mais ni celles-ci, ni les glumes* n'en possédaient encore; *et cependant les étamines en avaient dans toute la longueur de leurs filets.* Le deuxième faisceau du rachis avait un seul vaisseau qui descendait de même jusque dans la tige proprement dite et, d'autre part, montait seulement jusqu'au niveau de l'insertion de l'épillet supérieur de la série A′, qui n'était que le troisième épillet, à compter d'en haut. Malgré cela, dans cet épillet supérieur de A′ et dans le supérieur de la série **A**, qui était le plus élevé de tous les épillets latéraux, *chaque étamine avait un vaisseau*, bien que les glumes et les glumelles n'en eussent pas encore. *Le court pédicelle lui-même de ces deux épillets latéraux supérieurs ne possédait pas de vaisseaux*, tandis que, je le répète, *les étamines en étaient pourvues.* Dans une de ces étamines, et j'ai vu cela plusieurs fois dans le *Mibora*, le premier vaisseau n'existait encore que *dans la moitié supérieure du filet.* Tous les autres épillets, placés au-dessous, étaient sans vaisseaux, et ils étaient d'autant moins avancés dans leur développement qu'ils étaient insérés plus bas. Par conséquent, sur huit épillets, *trois seulement* avaient des vaisseaux, et *le seul épillet terminal* en possédait dans son axe. *Les deux autres en avaient seulement dans leurs étamines.*

La présence des vaisseaux dans les étamines avant qu'il en existe dans les glumes et dans les glumelles, et même dans l'axe des épillets, n'est-ce pas là un fait des plus intéressants? Je l'ai observé si souvent que cela paraît être le cas ordinaire dans cette plante. Je vais en citer d'autres exemples.

IV. Un épi de $2^{mm},30$, outre les vaisseaux des deux faisceaux primaires du rachis, a des vaisseaux *seulement dans les étamines de la fleur terminale.*

V. Un épi de 3 millimètres, ayant neuf épillets, n'a de vaisseaux que *dans les étamines des deux fleurs les plus élevées* (la terminale et la latérale supérieure), et point dans les glumes ni dans les glumelles.

VI. Un autre épi de 3 millimètres a des vaisseaux *dans les étamines de trois fleurs*, et pas dans les glumes ni dans les glumelles. Ces trois fleurs sont la terminale et la supérieure de chacune des deux séries A et A'.

VII. Un épi de 3mm,30, ayant neuf épillets, présentait des vaisseaux *dans les étamines des cinq fleurs supérieures*. Un des deux faisceaux vasculaires du rachis montait jusque dans le réceptacle de l'épillet terminal, et il en partait un vaisseau qui avançait dans la base de la *glume supérieure*. Il n'existait de vaisseaux ni dans la glume inférieure, ni dans les glumelles. Dans les quatre épillets latéraux supérieurs, dont les étamines avaient des vaisseaux, il n'existait de ceux-ci ni dans les glumes, ni dans les glumelles, *ni même dans l'axe de ces épillets*.

VIII. Dans un épi de 7 millim. de hauteur, ayant onze épillets, chacun des deux faisceaux primaires du rachis avait plusieurs vaisseaux dans sa partie inférieure, mais un seul dans les mérithalles supérieurs, excepté à la place sur laquelle devaient s'insérer les vaisseaux de l'épillet latéral le plus haut situé, où le plus grand faisceau du rachis était épaissi de quelques cellules vasculaires. Ce faisceau, le premier né, arrivait dans l'épillet terminal, à la base duquel, et plus haut dans le réceptacle, les vaisseaux étaient plus nombreux. Il en montait un fascicule de deux ou trois assez haut dans la nervure médiane de chaque glume (celui de la supérieure était le plus élevé). On n'en voyait pas dans les glumelles, mais il y en avait *dans les étamines*, et ils étaient libres par leur base. Il y avait de même des vaisseaux dans les étamines de toutes les fleurs, sauf la fleur de l'épillet inférieur. De plus, il n'y avait des vaisseaux que *dans l'axe de quatre des épillets latéraux les plus haut placés*, et ces vaisseaux axiles étaient d'autant moins développés que les épillets étaient insérés plus bas.

Voici quel était l'état de ces vaisseaux des épillets latéraux, en les étudiant de bas en haut du rachis. Je répète que dans l'épillet le plus bas placé, appartenant à la série A par conséquent, il n'y avait de vaisseaux ni dans l'axe de l'épillet, ni

dans les glumes, ni dans les glumelles, ni dans les étamines elles-mêmes; mais, dans les trois épillets suivants de la série A et dans les deux épillets inférieurs de la série A′, il existait des vaisseaux *dans les étamines*, et il n'y en avait ni dans les glumes, ni dans les glumelles, *ni dans l'axe de ces épillets*. — Le premier épillet qui en présentait dans son axe était le troisième de la série A′ (à compter d'en bas); il contenait au bas du réceptacle un tout petit groupe vasculaire, atténué en pointe au bout inférieur, qui était libre et éloigné des vaisseaux du rachis, puisqu'il ne descendait pas même au niveau de l'aisselle de cet épillet. — Dans l'épillet placé directement au-dessus, le groupe vasculaire sous-réceptaculaire était un peu plus fort, en forme de cône renversé, et commençait à se diviser par en haut. — Dans les deux épillets latéraux les plus élevés, chacun étant le supérieur de sa série, le faisceau vasculaire du petit axe descendait jusqu'à l'aisselle de l'épillet, mais il était encore libre par en bas. Par en haut il émettait de chaque côté, un peu au-dessous de son sommet libre, qui n'atteignait pas les vaisseaux staminaux, une petite branche qui se dirigeait vers la base de la glume correspondante. — Enfin, dans l'épillet terminal, les vaisseaux du réceptacle, déjà assez nombreux, continuaient le vaisseau unique du premier faisceau du rachis, comme je l'ai dit plus haut en décrivant ce faisceau rachidien. — Quant au deuxième faisceau de ce rachis, dont je n'ai rien dit encore, et qui descendait dans la partie supérieure de la tige mère, il s'arrêtait par en haut au-dessous de l'épillet supérieur de la série A, avec les vaisseaux duquel il ne communiquait pas encore. L'épillet supérieur de la série A′ devait insérer ses vaisseaux sur le côté du premier faisceau rachidien, qui était déjà renflé pour les recevoir, ainsi que je l'ai dit plus haut.

IX. Dans un autre épi de 7 millim., un peu plus avancé que le précédent, et n'ayant que huit épillets, le plus ancien des deux faisceaux primaires atteignait le réceptacle dans l'épillet terminal, où les vaisseaux étaient en plus grand nombre et s'arrêtaient un peu au-dessous de ceux des éta-

mines. Un fascicule latéral s'écartait, de chaque côté, de ces vaisseaux axiles, et montait très haut dans la nervure médiane de la glume correspondante. — Dans les trois autres épillets supérieurs latéraux, les vaisseaux de l'axe des épillets étaient de moins en moins avancés, suivant que ces épillets étaient plus bas placés, comme dans l'exemple précédent. — Dans les quatre épillets inférieurs, il n'y avait pas encore de vaisseaux *dans le petit axe* de chacun d'eux, et pourtant il existait des vaisseaux *dans les étamines de toutes les fleurs*, même dans celles de la fleur de l'épillet inférieur. — Dans cet épi, l'épillet latéral le plus élevé qui appartenait à la série A′, était inséré sur le côté du premier faisceau du rachis; mais le deuxième faisceau du rachis se terminait sous l'épillet supérieur de la série A, vers lequel il dirigeait sa pointe vasculairement libre encore.

X. Dans un épi de 11 millim., les *étamines de toutes les fleurs* étaient pourvues de vaisseaux, mais tous les épillets n'avaient pas des vaisseaux dans leur axe. Voici la progression que suivait le développement des vaisseaux dans ces épillets examinés de bas en haut du rachis. Les deux épillets inférieurs (un de chaque côté) n'avaient de vaisseaux *ni dans leur axe*, ni dans les glumes, ni dans les glumelles, *mais les étamines en possédaient*. — Dans le deuxième épillet de chaque série apparaissaient des vaisseaux dans le réceptacle, un peu au-dessous de la base libre des vaisseaux des étamines. — Dans l'épillet suivant, de chaque côté, un petit vaisseau parti du groupe vasculaire de l'axe réceptaculaire entrait dans la base de chaque glume. Les vaisseaux axiles de ces épillets étaient encore libres par en bas. — Dans l'épillet venant au-dessus, les vaisseaux axiles étaient insérés sur ceux du faisceau le plus jeune du rachis. — Dans trois épillets plus élevés, les vaisseaux étaient en relation avec les deux faisceaux du rachis. Les vaisseaux étaient très nombreux dans le réceptacle, et il en montait très haut dans les glumes.

Dans plusieurs des exemples décrits ci-dessus, j'ai dit qu'au bas du réceptacle de la fleur de chaque épillet latéral il se

développe d'abord un groupe vasculaire, qui par en haut s'élève au niveau de l'insertion des glumelles et qui s'allonge par en bas vers le rachis, pendant que, de chaque côté, il en part un fascicule qui entre dans chacune des glumes, etc. Une seule inflorescence m'a présenté, dans deux épillets superposés de la même série, une exception à cette disposition. Au lieu d'un seul groupe vasculaire placé à quelque distance au-dessous de la base des vaisseaux des étamines, et descendant vers le rachis, il y en avait deux : l'un à la hauteur des glumelles, l'autre près de l'insertion des glumes. — L'épillet le plus bas placé des deux présentait l'état vasculaire le moins avancé. Il y avait dans l'axe de cet épillet, près des glumes, un très court vaisseau bien isolé, et plus haut, relativement loin, près de l'insertion des glumelles, un autre vaisseau notablement plus développé que l'inférieur. — Dans l'autre épillet, inséré directement au-dessus du précédent, le vaisseau inférieur était beaucoup plus allongé que le supérieur. Simple dans sa partie inférieure, il ne descendait pas encore jusqu'à l'insertion du petit axe sur le rachis; près de son sommet, qui atteignait le niveau de l'insertion des glumes, il était doublé d'un court vaisseau. Le vaisseau sous-glumellaire était bien plus court, et était aussi doublé d'un autre vaisseau dans sa partie supérieure. A quelque distance au-dessus étaient les vaisseaux des étamines, qui étaient libres comme à l'ordinaire. Il y avait donc dans ces deux épillets trois étages de vaisseaux superposés, et à cet âge indépendants les uns des autres.

Je n'ai parlé jusqu'ici que de l'apparition des premiers vaisseaux des deux faisceaux primaires du rachis; mais il naît postérieurement, dans la partie inférieure de ce rachis, un troisième faisceau vasculaire, et assez souvent un quatrième, à une époque que je n'ai pas déterminée, comme je l'ai fait pour les faisceaux latéraux ou secondaires du rachis du *Lepturus subulatus*, etc. Le troisième faisceau du rachis du *Mibora verna* occupe souvent les deux entre-nœuds inférieurs; alors il finit par en haut dans l'insertion du troisième épillet (à compter d'en bas). Assez fréquemment il n'existe que ces trois faisceaux

dans la région inférieure du rachis (sans compter, bien entendu, les faisceaux d'insertion des épillets); mais assez souvent aussi on en trouve un quatrième, que je n'ai rencontré que dans l'entre-nœud le plus bas placé, c'est-à-dire entre les deux épillets inférieurs. Ce faisceau m'a paru finir d'ordinaire dans l'insertion du deuxième épillet d'en bas. Ces quatre faisceaux sont prolongés dans toute la longueur du pédoncule. Il y en a deux un peu plus gros, opposés l'un à l'autre, et deux plus petits, alternes avec les gros. Une seule fois j'ai trouvé un cinquième petit faisceau dans le pédoncule. Quand il n'y a que trois faisceaux dans l'entre-nœud inférieur du rachis, le quatrième faisceau du pédoncule se termine à la base de l'épillet inséré le plus bas.

XI. — *Ordre de naissance des épillets et apparition des premiers vaisseaux dans l'épi des* Lolium (1).

Naissance des épillets. — Chez les Graminées que j'ai étudiées, le rachis a d'abord un accroissement de bas en haut; mais plus tard la végétation, devenant de plus en plus active de bas en haut, prédomine vers le sommet ou plus bas vers la région moyenne (voy. p. 307); il en résulte un ordre variable dans l'apparition des rameaux. Des individus différents d'une même espèce de *Lolium* peuvent présenter les divers ordres de naissance des épillets; mais, dans tous les cas, l'accroissement général de l'épi finit par devenir basipète. Si la venue de cet accroissement basipète est très tardive, les rameaux naissent de bas en haut, et ils s'accroissent aussi successivement de bas en haut du rachis, jusqu'à ce que, la végétation venant à prédominer près du sommet, les rameaux supérieurs l'emportent sur les inférieurs, qui n'achèvent leur développement qu'après ceux qui sont plus haut placés. Si la prédominance de la végétation par en haut, qui détermine l'accroissement basipète, est précoce, ce sont des rameaux de la région

(1) Lu à l'Académie des sciences, les 13 et 27 décembre 1880 et 17 janvier 1881.

supérieure qui naissent d'abord; tous ceux qui sont au-dessous naissent de haut en bas du rachis. Toutefois, je n'ai jamais vu le supérieur latéral de chaque série apparaître le premier de sa rangée; mais c'est quelquefois le deuxième qui naît d'abord, et souvent le troisième ou le quatrième, à compter d'en haut.

En observant un grand nombre de jeunes inflorescences, on trouve que le rameau premier né de chaque série peut être placé à des hauteurs très variables : il peut se trouver près du sommet, ou au quart, au tiers supérieur du rachis, ou même vers la moitié de la hauteur, ou vers le tiers ou le quart inférieur et plus bas encore ; mais, de même que ce n'est jamais le supérieur latéral qui apparaît le premier, de même aussi ce n'est jamais le plus bas placé de chaque série; du moins, il est impossible de le prouver, parce que l'on n'a pas ici de point de repère, comme dans une feuille, dont la base est nettement déterminée. Au contraire, quand le premier né doit se trouver assez haut sur le rachis, il est aisé de démontrer que des rameaux naissent au-dessous de lui comme au-dessus, par les états de végétation des mérithalles qui doivent les produire.

Je sais bien que l'on essayera d'expliquer les divers états que je viens de signaler par le mode d'accroissement que j'ai décrit dans les feuilles pinnées du *Galega officinalis*, etc. On dira qu'il y a là un accroissement progressivement plus grand dans les rameaux de plus en plus haut placés, de sorte que ces derniers, quoique nés après ceux qui sont placés plus bas, deviennent graduellement plus grands, ou, ce qui revient au même, parce que les inférieurs subissent un arrêt ou un ralentissement dans leur végétation.

Cette explication est contredite par trois ordres de faits : 1° par ce qui s'accomplit dans le *Nardus stricta* (voy. p. 310); 2° par les états de végétation des mérithalles qui précèdent la naissance des rameaux; 3° par de jeunes épis dans lesquels l'accroissement basipète n'arrive que tardivement. Pendant longtemps, en effet, tout se fait, chez ces derniers, de bas en haut; puis il arrive qu'aussitôt que les épillets supé-

rieurs sont nés, ceux-ci prennent un plus grand accroissement que ceux qui sont au-dessus; alors, ce sont des rudiments d'épillets insérés un peu au-dessus de la région moyenne qui sont les plus petits de tous, mais les plus grands sont encore près de la base de l'épi. Ce n'est donc pas un accroissement régulièrement croissant de bas en haut qui détermine les formes que j'ai décrites, ni un ralentissement de la végétation des rameaux inférieurs.

Voici quelques exemples des états dont je viens de parler. Voyons d'abord des cas dans lesquels ce sont des rameaux de la région inférieure qui naissent les premiers.

Le *Lolium perenne* m'a donné des exemples bien instructifs sous ce rapport. Dans l'un d'eux le jeune rachis n'avait que $1^{mm},18$ de hauteur; il ne portait de rameaux que sur sa moitié inférieure, qui en avait sept d'un côté et six de l'autre. C'était le troisième rameau de chaque série qui était le plus grand; les supérieurs diminuaient graduellement de bas en haut, les deux inférieurs de haut en bas, et, ce qui était bien remarquable, la moitié supérieure du rachis avait encore huit mérithalles d'un côté, sept de l'autre, accusés par des bourrelets foliaires semi-embrassants, décroissant de bas en haut et espacés sur l'axe, laissant libres entre eux les espaces sur lesquels devaient naître les autres rameaux.

J'ai trouvé des épis de 3, 4, 5 et 6 millimètres dans lesquels l'accroissement général s'était effectué de bas en haut; l'accroissement basipète n'était pas encore arrivé. Au contraire, il n'est pas rare de rencontrer des épis de moins de 1 millim. dans lesquels ce sont déjà les rameaux supérieurs qui l'emportent sur les inférieurs, et dont les derniers, ceux qui seront les plus bas placés, peuvent n'être pas encore nés.

Dans un autre épi de $0^{mm},90$ de hauteur, qui avait tous ses rameaux nés par en haut, puisque les glumes de l'épillet terminal étaient apparues, des huit rameaux existant dans chaque série, c'étaient d'un côté le deuxième et le troisième rameau d'en haut, de l'autre le troisième et le quatrième, qui étaient

les plus grands. Ceux qui étaient au-dessous décroissaient de haut en bas.

Le *Lolium perenne* mutique ne m'a donné que de rares exemples des premiers rameaux nés dans la région supérieure du rachis ; mais une forme aristée de ce *L. perenne* m'a offert d'assez nombreux cas de cet ordre de naissance des épillets. Dans le *L. perenne* mutique, c'est dans la région moyenne que j'ai vu le plus souvent apparaître les premiers rameaux.

Dans un épi de $0^{mm},75$ de hauteur, qui n'avait que cinq rameaux accusés de chaque côté, c'étaient le troisième et le quatrième de chaque série qui étaient les plus grands. Dans une inflorescence de $0^{mm},40$ de hauteur, qui n'avait que trois rudiments de rameaux apparus de chaque côté, c'était le médian qui était le plus gros.

Je sais bien que de si jeunes inflorescences ne sont pas toujours probantes, parce que l'on n'est souvent pas sûr que la multiplication continuera par en bas ; mais, quand on les compare à des épis plus développés, à des degrés divers, et ayant neuf, dix ou onze épillets de chaque côté, et que la généralité de ces épis a les plus grands rameaux dans la région moyenne, il est bien vraisemblable que ce sont ces plus grands rameaux qui sont les premiers nés.

Ce que la comparaison de jeunes inflorescences à différents âges indique déjà, la comparaison des mérithalles dans d'assez nombreux épis en voie de produire leurs rameaux le démontre directement, souvent avec la plus grande précision. En effet, on trouve des exemples dans lesquels des rameaux, soit de la région moyenne, soit de la région supérieure, étant nés et déjà élevés, ceux qui sont situés plus bas sont de moins en moins développés, et ceux qui seront plus bas encore sont annoncés par une dilatation verticale des mérithalles qui doivent les produire. Le *L. perenne* aristé que j'ai cité et les *L. italicum, temulentum* m'en ont donné de beaux exemples.

Un épi haut de $1^{mm},05$, entre autres, de *L. perenne* aristé présentait un peu au-dessous du sommet obtus du rachis, de chaque côté, un mamelon (vu de profil) naissant, et au-dessous

quatre proéminences beaucoup plus fortes, représentant des rameaux déjà assez élevés. Plus bas de chaque côté, il y en avait deux plus faibles, l'inférieure étant la plus petite, et au-dessous de celle-ci étaient des mérithalles fortement élargis verticalement, mais ne faisant pas encore de saillie qui pût justifier le nom de rameau. Ces mérithalles étaient seulement préparés à en émettre.

Le *Lolium temulentum* m'a aussi donné des exemples d'épis à rameaux de la région moyenne naissant avant ceux d'en bas et d'en haut; mais il m'a offert aussi très fréquemment, surtout dans un semis fait tardivement, de beaux exemples de rameaux supérieurs plus précoces et prédominants par leur dimension. Cependant le rameau latéral supérieur était ordinairement un peu plus faible que celui qui était immédiatement au-dessous. Tous les autres décroissaient graduellement de haut en bas. Et, dans des épis où il ne se formait plus de rameaux par en haut, il en naissait certainement encore par en bas (épis de $1^{mm},10$, $0^{mm},90$, $0^{mm},85$, $0^{mm},80$). J'ai dessiné plusieurs de ces épis de $0^{mm},80$ et $0^{mm},85$ seulement, qui ne produisaient plus de rameaux par en haut, puisqu'ils développaient les glumes et glumelles de leur épillet terminal, bien que dans leur partie inférieure il se formât encore de nouveaux rameaux. Une très jeune inflorescence du même *L. temulentum* haute de $0^{mm},67$, était bien remarquable. Tous ses articles supérieurs, sauf le dernier, étaient fortement dilatés verticalement du côté qui devait produire un rameau ; mais les rameaux ne commençaient à naître que sur une face du rachis; les quatre mérithalles les plus avancés s'y renflaient chacun en une saillie, qui était évidemment le rudiment d'un rameau. Le renflement le plus considérable était le plus haut placé des quatre ; les trois autres décroissaient de haut en bas. De l'autre côté de l'épi, les mérithalles correspondants, alternant avec ces renflements, étaient seulement dilatés verticalement ; ils étaient délimités par une ligne droite à peu près verticale ; mais les supérieurs de ces mérithalles étaient déjà beaucoup plus dilatés que les plus bas placés. Là, il n'était donc pas

douteux que les rameaux naquissent de haut en bas, sauf, je le répète, un supérieur latéral.

Le *Lolium italicum* surtout m'a donné des résultats très variés et quelques exemples du plus haut intérêt théorique. Il est fréquent de trouver des épis dont la généralité des rameaux naît de bas en haut, sauf peut-être l'inférieur, qui n'est jamais trouvé le plus grand de tous; c'est assez souvent le troisième ou le quatrième, parfois même le deuxième d'en bas, qui est le plus développé. Tous les autres sont d'autant plus petits qu'ils sont insérés plus haut sur le rachis. Cette dimension relative des rameaux ou épillets se conserve quelquefois assez longtemps. Ainsi, dans un épi de $4^{mm},20$, ayant dix-neuf rameaux dans la série A (celle dont l'épillet inférieur est le plus bas sur l'axe) et dix-huit dans la série A', c'étaient le troisième et le quatrième du bas de la série A, et le troisième de la série A', qui étaient les plus grands. Tous ceux qui étaient au-dessus allaient en diminuant de bas en haut. Le premier et le deuxième du bas de chaque série étaient plus petits que le troisième, mais ils étaient plus grands que les supérieurs, le terminal excepté. L'épillet inférieur de la série A avait $0^{mm},29$, le quatrième avait $0^{mm},42$, le supérieur latéral n'avait que $0^{mm},25$; mais le terminal avait $0^{mm},42$, comme le plus grand d'en bas. Un autre épillet de 6 millim., ayant vingt-cinq épillets dans la série A et vingt-quatre dans la série A', avait aussi conservé l'accroissement basifuge pour l'ensemble des épillets latéraux. Les deuxièmes et troisièmes d'en bas étaient les plus grands des latéraux; les supérieurs étaient les plus petits.

Il n'en est pas toujours ainsi. Ce sont fréquemment les rameaux de la région moyenne qui naissent les premiers, et quelquefois même les rameaux de la région supérieure. Dans un épi de 1 millim., les rameaux de la région moyenne naissaient les premiers; au-dessus et au-dessous, plusieurs rameaux étaient annoncés par un élargissement vertical des mérithalles, comme j'en ai cité des exemples. Dans de tels cas les rameaux de la région moyenne conservent quelque temps la prééminence; puis, l'accroissement pré-

dominant par en haut, ils sont dépassés par les rameaux supérieurs.

Dans d'autres cas, ce sont des rameaux de la région supérieure qui naissent d'abord ; les inférieurs naissent ensuite de haut en bas; mais je n'ai jamais vu que ce fût le plus haut placé de chaque série qui naquît le premier. Ce sont souvent les troisième et quatrième de chaque série (à compter d'en haut) qui apparaissent d'abord; les deux ou trois situés au-dessus ne naissent qu'ensuite. A la première phase de leur évolution, ceux-ci sont toujours trouvés plus petits que les latéraux placés immédiatement au-dessous. Dans de tels cas, le terminal est toujours le plus avancé de tous (1). Ainsi dans un épi de $1^{mm},65$, entre autres, ayant seize rameaux de chaque côté, les quinzième et quatorzième de la série A étaient les plus grands des latéraux; et dans la série A', c'étaient les quatorzième et treizième, le quinzième et le seizième étaient plus petits que ces derniers, et tous les inférieurs diminuaient graduellement de haut en bas.

Outre les preuves déjà énoncées plus haut, qui démontrent que dans de tels épis l'affaiblissement graduel des épillets inférieurs n'est pas dû à un ralentissement de leur végétation, mais à l'ordre de leur naissance, le *Lolium italicum* m'en a donné une nouvelle fort élégante et aussi concluante, que voici. Les nombreux rameaux de deux jeunes épis étaient tous nés de bas en haut, et ils s'étaient accrus de façon que les plus grands étaient à la partie inférieure du rachis ; mais, comme d'ordinaire, le plus bas placé et le suivant étaient moins avancés que le troisième et le quatrième de chaque série. Tous les autres allaient graduellement en diminuant de bas en haut jusque *vers les deux tiers* de la hauteur de l'épi, *où se trouvaient les plus petits de tous*. A partir de là, les rameaux de la région supérieure *devenaient graduellement de plus en plus grands*, mais les plus hauts placés de chaque série étaient moins avan-

(1) Mais, quand les premiers nés sont situés beaucoup plus bas, il peut arriver que le terminal ne soit pas toujours le plus avancé.

cés que les inférieurs. Voici les proportions exactes de ces rameaux. L'un de ces épis, haut de $2^{mm},35$, avait vingt-quatre rameaux dans chaque série. Les rameaux de l'un des côtés furent mesurés : l'inférieur avait $0^{mm},100$; le troisième et le quatrième d'en bas avaient $0^{mm},165$; le dix-septième et le dix-huitième avaient seulement $0^{mm},050$, le supérieur de chaque série avait $0^{mm},065$.

Ainsi, ce n'était pas le rameau supérieur latéral, le vingt-quatrième, qui était le plus petit, comme cela aurait dû être si l'accroissement avait persisté à s'effectuer de bas en haut : c'étaient le dix-septième et le dix-huitième qui étaient les plus courts, c'est-à-dire des rameaux situés *vers les deux tiers* de la hauteur de l'épi. Cela montre que, si *dans le premier âge* des rameaux de certains épis les supérieurs sont plus grands que les inférieurs, cela n'est pas dû à un accroissement progressif et continu de la végétation, se propageant régulièrement de bas en haut, ou à un ralentissement de celle des rameaux inférieurs, de manière à donner une série de rameaux graduellement plus développés de la base au sommet du rachis, puisque, dans le cas que je viens de citer, ce sont des rameaux d'un peu au-dessus de la région moyenne qui sont les plus petits, tandis que les plus grands sont encore en bas. C'est donc que tout à coup, pour ainsi dire, une plus grande activité de la végétation est survenue dans la partie supérieure des épis et a interverti l'ordre de l'accroissement des épillets rudimentaires.

Ce qui arrive ici dans un épi de $2^{mm},35$ ne survient parfois que dans des épis de 6 millim. et plus, et d'autres fois dans de jeunes rachis encore dépourvus de rameaux (*Nardus stricta*, etc.). L'opinion que j'ai soutenue reçoit donc une nouvelle confirmation.

Apparition des premiers vaisseaux. — J'ai déjà noté que le rachis de l'épi des *Lolium* se rattache au troisième type de structure que j'ai décrit à la page 314. Ce rachis est comprimé suivant les faces sur lesquelles sont insérés les épillets, mais ces faces sont fortement renflées sur les côtés, pour constituer l'enfoncement dans lequel est fixé chaque épillet. Dans

chaque côté de ce rachis comprimé naît d'abord un faisceau principal ou primaire, puis ordinairement de chaque côté de celui-ci apparaît un faisceau secondaire. D'autres faisceaux se montrent ensuite sur les faces; mais il naît en outre plus tard, surtout dans les côtés dilatés, des fascicules de troisième ordre plus grêles et plus externes que les premiers formés; il s'en développe aussi quelques-uns en arrière ou en dehors de l'insertion des épillets (*Lolium italicum*, etc.).

Premiers vaisseaux du rachis. — Le premier vaisseau qui apparaît dans le jeune épi naît libre par les deux bouts, à des hauteurs variables, dans l'intérieur de l'un des deux faisceaux primaires du rachis. Voici quelques exemples.

I. Un épi de *Lolium perenne*, haut de 2^{mm},35, avait un tel vaisseau, long de 0^{mm},30, situé à peu près exactement au milieu de la hauteur du rachis.

II. Un autre épi de *Lolium perenne*, haut de 2^{mm},60, ayant neuf épillets dans la série A et huit dans la série A′, les plus grands étant au milieu, avait un court vaisseau dans la région moyenne, au niveau des épillets sixième et septième de la série A.

III. Dans un épi de *Lolium temulentum*, haut de 2^{mm},25, ayant huit épillets dans chaque série, il y avait un seul vaisseau étendu dans la région moyenne, depuis le niveau du cinquième épillet de la série A jusqu'au niveau de l'aisselle du septième épillet.

IV. Dans un autre épi de *Lolium temulentum*, haut de 2^{mm},30, avec huit épillets dans chaque série, le premier vaisseau s'étendait de la hauteur du quatrième épillet à celle du septième de la série A.

V. Un épi de *Lolium italicum*, haut de 2^{mm},45, ayant onze épillets de chaque côté, avait un vaisseau étendu depuis le niveau du deuxième épillet de A jusqu'à celui du sixième. Il faut noter que dans cet épi c'étaient précisément les épillets troisième, quatrième et cinquième d'en bas qui étaient les plus grands.

VI. Un épi de *Lolium perenne*, haut de 2^{mm},50, ayant huit

épillets dans la série A et sept dans la série A′, avait un vaisseau dans chacun des deux faisceaux primaires. L'un s'étendait depuis le niveau du deuxième épillet d'en bas jusqu'à la hauteur du septième épillet de la série A; l'autre vaisseau, plus court, ne descendait qu'au niveau du quatrième épillet de la série A′.

Dans les exemples qui précèdent, les épis qui n'avaient qu'un seul vaisseau étaient hauts de 2mm,25 à 2mm,60.

L'époque de l'apparition du premier vaisseau est assez variable dans le *Lolium italicum*. Dans l'exemple nº 5, l'épi, haut de 2mm,45, avait déjà un vaisseau assez long, tandis qne des épis de 2mm,95, 3mm,05, 3mm,50, 4mm,20, étaient encore dépourvus de vaisseaux. De plus, des épis de la même espèce, longs de 4mm,50, 5mm,50, 6 millimètres, 6mm,60, n'avaient qu'un seul vaisseau dans chacun des deux faisceaux primaires. Dans l'épi de 6mm,60, ayant vingt-quatre épillets dans la série A et vingt-trois dans la série A′, les deux vaisseaux montaient jusqu'au niveau de l'épillet supérieur de A (le 24e) et ne descendaient que jusqu'à la hauteur du quatrième épillet de la même série. — Ce sont là des cas rares, dus à la grande vigueur de l'épi ou de la plante mère. Dans les épis de 5mm,50 et de 4mm,50 que je viens de citer, les vaisseaux descendaient déjà au-dessous du rachis, dans la partie feuillée de la plante mère. Il est très fréquent de trouver des épis de 2mm,60 à 3 millimètres dont les deux premiers vaisseaux descendent déjà dans la tige feuillée.

Là, près de la feuille supérieure, on voit souvent ces vaisseaux venus du rachis, alors même qu'ils y sont encore simples, se doubler de cellules vasculaires et commencer les renflements qui doivent s'allier à ceux que produisent les faisceaux qui se prolongent dans cette feuille supérieure, pour constituer le plexus vasculaire qui existe en travers de la tige, près de l'insertion de cette feuille. D'autres fois, le vaisseau rachidien descendant se bifurque ou se trifurque, et les branches se mêlent aux faisceaux de la tige. On trouve quelquefois un peu plus tard que ces faisceaux rachidiens sont prolongés au-dessous de leur premier renflement, traversent le mérithalle sous-jacent et donnent un second renflement dans le plexus

vasculaire situé près de l'insertion de la deuxième feuille en descendant. Je n'ai pas besoin de répéter que des renflements semblables sont produits aussi dans les autres espèces citées ici (1).

Après la naissance des premiers vaisseaux des deux faisceaux primaires, il apparaît, dans la partie inférieure du rachis, des vaisseaux dans les faisceaux secondaires de chaque côté. Il naît d'abord un vaisseau dans un premier latéral près de chacun des deux faisceaux primaires, et ces deux faisceaux secondaires étaient, dans mes préparations, aux côtés alternes des faisceaux primaires. Il naît ensuite un vaisseau dans chacun des deux faisceaux secondaires symétriquement placés par rapport aux deux premiers. On a alors, dans la partie du rachis, six faisceaux pourvus de vaisseaux.

J'ai trouvé, libres aussi par les deux bouts, les vaisseaux de ces faisceaux secondaires, mais j'en ai observé également d'assez courts qui dépassaient la base du rachis, de façon à laisser dans le doute s'ils avaient commencé dans le rachis ou dans la tige mère. Il est toutefois bien sûr que fréquemment ces premiers vaisseaux des faisceaux secondaires commencent dans le rachis. On peut en obtenir à divers degrés d'élongation, les uns encore tout entiers dans le rachis, les autres arrivés dans la tige feuillée. On peut en voir qui sont déjà descendus au niveau de la première feuille et qui commencent à se doubler de cellules vasculaires pour constituer leur renflement analogue à celui qui est indiqué plus haut.

La partie inférieure du rachis peut donc avoir déjà un fascicule vasculaire dans chaque faisceau primaire et un vaisseau dans quatre faisceaux latéraux, quand le haut du rachis n'a encore qu'un seul vaisseau dans chacun des deux faisceaux pri-

(1) Jusqu'à présent j'ai montré, dans toutes les espèces que j'ai décrites, les premiers vaisseaux de l'inflorescence naissant libres à l'intérieur du rachis ; il ne faudrait pas en conclure que je pense qu'il en est ainsi dans toutes les Graminées. Il y en a, au contraire, dans lesquelles les premiers vaisseaux montent de la partie feuillée de la tige et pénètrent de bas en haut à l'intérieur du rachis (*Zea Mays*, *Setaria germanica*, etc.).

maires et aucun dans les faisceaux latéraux, et pourtant les épillets supérieurs de l'inflorescence peuvent déjà être pourvus de vaisseaux, tandis que les épillets inférieurs, beaucoup moins avancés, n'en ont pas encore.

L'état que je viens de signaler est le plus fréquent ; mais il arrive aussi, quoique plus rarement, que *les vaisseaux secondaires du rachis sont vasculairement plus avancés en haut ou dans la région moyenne qu'en bas*. Ainsi, dans un épi de *Lolium perenne,* haut de 8 millimètres, ayant cinq épillets dans chaque série, quatre faisceaux de la moitié supérieure du rachis étaient pourvus de vaisseaux, bien que dans la moitié inférieure il n'y eût de vaisseaux que dans les deux faisceaux primaires, qui en avaient deux chacun.

Dans un autre épi de *Lolium perenne,* ayant 5 millim. de hauteur et sept épillets dans chaque rangée, *c'est dans la région moyenne du rachis que les faisceaux pourvus de vaisseaux sont plus nombreux*. En bas du rachis il n'y a qu'un seul vaisseau dans chacun des deux faisceaux primaires, mais plus haut il y en a deux dans chacun. Vers le quatrième épillet des deux séries, un vaisseau commence dans quatre faisceaux latéraux. Un peu plus haut, vers le cinquième épillet des deux rangées, le vaisseau de l'un de ces faisceaux secondaires a déjà cessé, ou plutôt n'est pas encore formé. Près des épillets supérieurs, il n'y a de vaisseaux que dans un seul faisceau latéral.

Apparition des premiers vaisseaux dans les rangées d'épillets. — L'ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les rangées d'épillets est subordonné autant à l'ordre d'accroissement des rameaux qu'à leur ordre de naissance.

Nous avons vu que, dans les *Lolium*, les premiers épillets naissent assez souvent près de la base de l'épi, que fréquemment aussi les premiers apparaissent dans la région moyenne, tantôt au-dessous du milieu du rachis, tantôt vers le milieu, tantôt au-dessus, plus ou moins près du sommet, mais qu'assez souvent, dans le dernier cas, un ou deux rameaux seulement, le supérieur de chaque côté, ou les deux ou trois plus haut placés de chaque série, sont formés après les premiers nés dans

cette région supérieure, tandis que tous les autres, situés plus bas, naissent successivement de haut en bas. Quand les épillets les premiers nés sont placés très haut, les premiers vaisseaux des épillets naissent ordinairement avec régularité de haut en bas du rachis. C'est qu'alors, l'accroissement secondaire étant précoce, les rameaux supérieurs, quoique apparus après les premiers nés placés un peu plus bas, se sont accrus plus vite que ces derniers et les ont dépassés quand naissent les premiers vaisseaux. A cause de cela, ceux-ci se montrent d'abord dans l'épillet terminal, puis dans l'épillet supérieur de chaque série, et ensuite successivement de haut en bas dans les autres épillets.

Dans un épi de *Lolium perenne* aristé, haut de $5^{mm},50$, ayant douze épillets dans la série A et onze dans la série A′, il n'y a de vaisseaux que dans l'épillet terminal et dans les deux supérieurs de chaque côté. L'épillet terminal contenait un fascicule de trois vaisseaux étendu au-dessous de la deuxième fleur. Au bas de chacun des deux épillets supérieurs de chaque série, il y avait un vaisseau sous-glumaire, dont je parlerai plus tard. Il n'y avait pas de vaisseaux dans les dix épillets inférieurs de A, ni dans les neuf inférieurs de A′.

Dans un épi de *Lolium italicum*, haut de $7^{mm},50$ sans les arêtes, ayant vingt-deux épillets dans chaque série A et A′, l'épillet terminal et le supérieur de chaque rangée avaient $0^{mm},85$ de hauteur, et le plus bas placé de tous avait seulement $0^{mm},20$. Les six épillets supérieurs seuls contenaient des vaisseaux. Il n'en existait pas dans les vingt épillets inférieurs de A, ni dans les dix-neuf inférieurs de A′.

Un épi de *Lolium temulentum*, haut de 7 millim. sans les arêtes, ayant sept épillets de chaque côté, n'avait de vaisseaux que dans l'épillet terminal et dans les trois supérieurs de chaque série.

Dans un épi de *Lolium italicum*, haut de 6 millim., ayant treize épillets de chaque côté, il n'y avait de vaisseaux que dans l'épillet terminal, dans les cinq épillets supérieurs d'un côté et dans les six supérieurs de l'autre.

Mais, si les épillets premiers nés sont plus éloignés du sommet que dans le cas décrit plus haut, il arrive que ceux-ci sont assez grands pour produire des vaisseaux quand les épillets supérieurs sont encore trop jeunes pour en former. Alors les supérieurs n'en donnent qu'un peu plus tard. Dans ce cas, les vaisseaux apparaissent de bas en haut dans les épillets de la région supérieure, de haut en bas dans ceux de la région inférieure.

Le plus souvent les épillets d'en bas acquièrent les derniers leurs premiers vaisseaux. Le plus ordinairement l'épillet terminal a ses premiers vaisseaux avant tous les autres. Mais, dans certains cas, les rameaux latéraux les premiers nés sont, sous tous les rapports, plus avancés que le terminal. C'est ce qui est arrivé dans un épi de *Lolium perenne*, haut de 8 millim., ayant sept épillets de chaque côté. C'étaient les épillets quatrième et cinquième de la série A' et cinquième et sixième de la série A qui étaient les plus avancés. L'épillet terminal l'était moins qu'eux. Les trois épillets les plus bas placés seuls n'avaient pas de vaisseaux.

Voici l'exemple d'un jeune épi vigoureux dans lequel l'épillet terminal était vasculairement plus avancé que tous les autres et dans lequel aussi ce n'étaient pas les épillets supérieurs de chaque série qui produisaient ensuite leurs premiers vaisseaux, mais un épillet plus bas placé. Cet épi, offert par le *Lolium perenne*, haut de 5^{mm}, ayant sept épillets dans chaque rangée, avait deux vaisseaux dans l'épillet terminal : l'un plus long sous la deuxième fleur, l'autre sous la première ou inférieure. L'épillet supérieur de chaque série n'avait pas de vaisseaux, et, de tous les épillets latéraux, le sixième de la série A avait seul un vaisseau situé sous la deuxième fleur.

Dans un autre épillet de *Lolium perenne*, haut de 7 millim., ayant dix épillets dans chaque série A et A', c'étaient l'épillet terminal et le neuvième de la rangée A' qui avaient le plus de vaisseaux, puis le neuvième de la série A, ensuite le huitième et le septième des séries A et A'. Le dixième ou supérieur de chaque rangée ne venait qu'après les précédents, puis le

sixième des série A et A'. Il n'y avait pas de vaisseaux dans les cinq épillets inférieurs de ces séries.

Ces exemples pourraient être multipliés et variés, mais le défaut d'espace me contraint à être bref et à me contenter de citer quelques cas parmi les plus simples, c'est-à-dire les plus jeunes. Voici, pour terminer, un exemple bien remarquable. Il est donné par un épi de *Lolium perenne*, haut de 9 millim., ayant six épillets dans chaque série. Les épillets de la région moyenne sont ceux qui ont le plus de vaisseaux, et l'épillet terminal en a moins qu'eux. Les supérieurs et les inférieurs de chaque série n'en ont pas du tout. Le tableau suivant résume la distribution des vaisseaux dans les deux rangées d'épillets :

ÉPILLET TERMINAL : 1 *vaisseau.*

SÉRIE A.	Nombre des vaisseaux.	SÉRIE A'.	Nombre des vaisseaux.
Épillet 6e	0	Épillet 6e	0
» 5e	1	— 5e	2
» 4e	3	— 4e	2
» 3e	2	— 3e	3
» 2e	0	— 2e	2
» 1er	0	— 1er	0

Comme on le voit, l'épillet terminal avait un seul vaisseau dans son axe. L'épillet supérieur de chaque série, c'est-à-dire le sixième, et le premier ou inférieur, ainsi que le deuxième de la série A, n'avaient pas de vaisseaux. Le cinquième épillet de la série A avait un seul vaisseau situé sous la deuxième fleur, dans le troisième mérithalle, et il descendait dans le deuxième. Le quatrième épillet de A avait un vaisseau sous la glume, un autre sous la première fleur, et un, deux fois plus long que les autres, sous la deuxième fleur. Ce dernier était vraisemblablement le premier né, ainsi que nous le verrons. Le troisième épillet de A avait aussi un vaisseau plus long sous la deuxième fleur, et un autre un peu plus bas sous la glume. Je le répète, les deux épillets inférieurs de cette série A et le supérieur n'avaient pas de vaisseaux.

Ces quelques mots suffisent pour donner une idée de la position relative des premiers vaisseaux dans les épillets, sujet que je vais maintenant développer.

Apparition des premiers vaisseaux dans chacun des épillets. — L'épillet terminal ayant deux glumes et les épillets latéraux chacun une seule, on ne peut désigner les mérithalles qui composent chaque épillet par un numéro d'ordre s'adaptant aux deux sortes d'épillets. Je les désignerai donc par le numéro d'ordre de la fleur que chacun porte.

Epillet terminal. — Sous l'épillet terminal d'un épi de 7 millim. de hauteur de *Lolium temulentum*, il y avait, en haut du rachis, seulement les deux faisceaux primaires, pourvus là chacun de deux vaisseaux. Dans la base de l'épillet il y avait : 1° sous la première fleur, c'est-à-dire l'inférieure, un vaisseau libre par les deux bouts, dirigé par en bas vers le haut de l'un des deux faisceaux du rachis ; 2° un vaisseau libre, lui aussi, par les deux bouts, situé au-dessous de la deuxième fleur ; sa base libre était dirigée vers le sommet de l'autre faisceau primaire du rachis ; 3° un vaisseau plus court, libre également, dans le mérithalle qui portait la troisième fleur ; 4° du sommet d'un des deux faisceaux du rachis partait un fascicule vasculaire dirigé vers le bas de la glume supérieure.

Dans des épillets terminaux plus avancés, le premier vaisseau, d'abord libre par les deux bouts et situé sous la première fleur, était remplacé par un faisceau vasculaire portant la nervure médiane de la glumelle inférieure de cette première fleur, tandis que par en bas ce premier vaisseau, ou plutôt le faisceau dont il était le début, avait rejoint celui des faisceaux primaires du rachis qui était au-dessous de lui. De son côté, le vaisseau, libre aussi par les deux bouts, situé sous la deuxième fleur, s'était allongé, et il constituait, avec de nouveaux vaisseaux, le faisceau portant à son sommet la nervure médiane de la glumelle inférieure de la deuxième fleur, tandis que par en bas il s'insérait sur l'autre faisceau primaire du rachis.

De tels épillets montraient aussi le faisceau prolongeant par en bas la nervure médiane de chacune des glumes, inséré de

même sur un des faisceaux primaires du rachis. Le faisceau prolongeant par en bas la nervure médiane de la glume inférieure s'insérait sur le faisceau rachidien portant le premier faisceau né sous la première fleur. D'autre part, le faisceau prolongeant par en bas ou portant la nervure médiane de la glume supérieure était inséré sur le faisceau primaire du rachis, qui avait donné insertion au premier faisceau né sous la deuxième fleur.

Quand ces premiers faisceaux de l'épillet terminal sont nés, on trouve encore, dans l'insertion de l'épillet terminal, au sommet du rachis, des faisceaux vasculaires latéraux naissants, courts et libres par les deux bouts, formés de plusieurs vaisseaux dans leur région moyenne et graduellement atténués aux deux extrémités, où ils peuvent être terminés par un seul vaisseau. Par en bas, ils descendent dans l'ébauche cellulaire d'un jeune faisceau. On en voit qui s'unissent au faisceau primaire voisin; d'autres descendent plus bas, tandis que par en haut ils s'avancent vers des nervures latérales des glumes ou montent déjà en elles. J'ai vu deux de ces faisceaux libres et descendant dans le rachis s'assembler par en haut dans la base d'une même nervure latérale de la glume correspondante (*Lolium temulentum*, *perenne*, *italicum*).

Il arrive souvent que la glume supérieure est bifide au sommet; elle possède alors deux nervures médianes, c'est-à-dire deux nervures principales, égales entre elles, dont chacune est insérée sur un des faisceaux primaires du rachis, chacune sur un faisceau différent.

Nous venons de voir que la nervure médiane de la glumelle inférieure de chaque fleur part du premier vaisseau ou fascicule du mérithalle qui porte cette fleur; les premières nervures latérales de chaque glumelle inférieure sont insérées chacune sur l'un des faisceaux de l'axe de l'épillet, qui monte à un des mérithalles situés plus haut. Ces faisceaux eux-mêmes de l'axe sont souvent trouvés libres par en bas, descendant dans les mérithalles placés au-dessous, mais parfois s'insérant sur la partie supérieure du premier faisceau d'un mérithalle antérieur.

Ce qui suit suppléera à ce qui manque à la description de cet épillet.

Epillets latéraux. — Le premier vaisseau qui se montre dans un épillet latéral est le plus souvent situé dans l'axe au-dessous de la deuxième fleur ; assez souvent aussi le premier vaisseau naît au-dessous de l'insertion de la glume, vers la jonction de l'épillet et du rachis. Le premier vaisseau destiné à la première fleur, ou mieux situé au-dessous d'elle, naît ordinairement après les précédents, mais quelquefois aussi avant le sous-glumaire, immédiatement après celui qui est placé sous la deuxième fleur ; il naît rarement le premier de tous (*L. italicum*, *perenne*, *temulentum*). Mais il arrive aussi parfois que c'est le premier vaisseau situé sous la troisième fleur et sous la quatrième qui apparaît avant tous les autres dans l'axe de l'épillet.

Ces premiers vaisseaux s'allongent par en bas, descendent dans les mérithalles placés au-dessous. Il y a quelquefois deux ou trois de ces vaisseaux, appartenant à des faisceaux différents, dans le mérithalle qui porte la deuxième fleur, avant que le premier vaisseau ou fascicule situé sous la fleur inférieure soit né. Arrivé dans le tissu d'insertion de l'épillet, le vaisseau premier formé, celui qui est né sous la deuxième fleur, par exemple, décrit une courbe par en bas, à droite ou à gauche, et va s'insérer sur un des faisceaux vasculaires existants du rachis. Le vaisseau sous-glumaire, qui parfois aussi est né le premier, décrit une courbe semblable et va de même s'insérer sur l'un des faisceaux rachidiens. D'autres fois, ce premier vaisseau descend tout droit au-dessous de lui, dans un faisceau du rachis seulement ébauché, encore sans vaisseaux, ou bien il descend dans un tel faisceau un peu latéral et fait alors une courbe légère. Parfois encore, le faisceau sous-glumaire, ou le premier né sous la deuxième fleur, forme par en bas une fourche, dont chaque branche s'insère sur un faisceau différent (*L. temulentum*, *perenne*, *italicum*). Les autres premiers vaisseaux de l'axe de l'épillet vont s'insérer sur quelque autre faisceau du rachis ou sur les faisceaux d'union qui, à l'inser-

tion de l'épillet, relient entre eux les divers faisceaux rachidiens sous forme d'arcades transverses.

Avant l'union de ces divers vaisseaux ou fascicules de l'axe de l'épillet avec les faisceaux du rachis, on trouve souvent, libres aussi par la base et par en haut, de chaque côté, un vaisseau destiné au côté correspondant de la glume. Il s'insère plus tard comme les autres sur un faisceau du rachis, assez souvent sur un transverse ou en arcade, quelquefois sur le faisceau qui prolonge par en bas la nervure médiane de la glume.

Assez souvent le premier vaisseau ou fascicule né sous la deuxième fleur et le sous-glumaire ont une insertion commune. C'est même là ce qui a le plus ordinairement lieu dans le *Lolium italicum*. J'ai vu plusieurs fois s'opérer leur union, avant même que le sous-glumaire entrât dans la nervure médiane de la glume, et d'autres fois seulement peu de temps après son entrée.

Dans le tissu d'insertion de certains épillets (*Lolium temulentum*, *italicum*), plusieurs fascicules de l'axe de l'épillet et les deux latéraux destinés aux côtés de la glume étaient renflés fortement à leur bout inférieur libre, et quelquefois hérissés de plusieurs pointes ou courts rameaux, qui leur communiquaient un aspect très remarquable, rappelant à un certain degré les renflements des faisceaux du rachis, descendus dans les nœuds supérieurs de la tige feuillée, où se fait le plexus ordinaire à ces nœuds. C'est qu'en effet il est formé à l'insertion de chaque épillet un plexus vasculaire qui réunit tous les faisceaux de l'épillet entre eux et avec ceux de ce côté du rachis. Des coupes transversales ont même montré un lien vasculaire avec les faisceaux de l'autre face du rachis. Voilà pour la terminaison des premiers vaisseaux de l'épillet par en bas. Dans la partie supérieure de l'axe de l'épillet, les premiers vaisseaux apparaissent dans les divers mérithalles successivement de bas en haut. Ordinairement chaque premier vaisseau correspondant à la fleur portée par un mérithalle quelconque apparaît d'abord au-dessous de l'insertion de cette fleur ; cepen-

dant il arrive, quoique moins souvent, qu'il commence dans le mérithalle placé plus bas que le porteur de la fleur. Dans la région moyenne de l'épillet on trouve souvent ces premiers vaisseaux libres, descendant dans les mérithalles placés au-dessous. Dans les mérithalles supérieurs ils naissent libres aussi, mais on trouve fréquemment leur partie inférieure reliée à la partie supérieure du vaisseau du mérithalle précédent par des cellules plus transparentes, décrivant une courbe pour opérer cette union.

Chaque premier vaisseau d'un mérithalle donné est bientôt renforcé à sa partie supérieure, infléchie vers la base de la fleur qui la surmonte, par l'adjonction de cellules vasculaires. Du sommet de ce renflement ou de l'un de ces côtés part le premier vaisseau qui doit monter dans la nervure médiane de la glumelle inférieure de la fleur correspondante.

Les glumes et les glumelles des *Lolium*, je l'ai déjà dit plus haut, présentent dans leur jeunesse des vaisseaux ascendants et des vaisseaux descendants.

Les vaisseaux ascendants des nervures latérales montent de l'axe, où ils s'insèrent sur l'un des vaisseaux ou fascicules de cet axe allant à un mérithalle supérieur ; quelquefois on les trouve libres par la base et descendant dans l'axe, mais plus tard ils sont adjoints à un vaisseau ou fascicule venu d'un mérithalle plus haut placé ; s'ils appartiennent à une fleur inférieure, ils vont s'insérer sur un des faisceaux basilaires formant l'insertion de l'épillet.

Pendant que ces premiers vaisseaux de la nervure médiane et des nervures latérales montent vers la lame à laquelle ils sont destinés, souvent même avant qu'ils aient atteint la base de cette lame, il est formé d'abord vers le haut de la nervure médiane, ensuite dans la région supérieure des nervures latérales principales, un groupe vasculaire qui s'étend de haut en bas. On peut trouver à la fois, outre le groupe de la nervure médiane, un et souvent même deux groupes latéraux dans chaque côté de la lame, quand il n'y a pas encore de vaisseaux entrant dans la base des nervures latérales, ou quand il n'y en a que dans une seule de chaque côté. Ces cinq groupes vas-

culaires, d'abord libres par les deux bouts, se relient ensuite entre eux par en haut, les premiers latéraux avec le groupe de la nervure médiane, les deux latéraux les plus rapprochés des bords de la lame avec les latéraux précédents, tout en continuant de descendre à la rencontre des vaisseaux qui montent. Un peu plus tard, des faisceaux secondaires s'interposent aux nervures principales, soit vers la région supérieure de ces nervures primordiales, où elles peuvent débuter aussi par des groupes vasculaires libres par les deux bouts (ce que j'ai vu dans des glumelles de l'épillet terminal du *Lolium temulentum*), soit, et c'est là le cas le plus fréquent, dans la partie inférieure de la lame. Tous ces faisceaux sont liés les uns aux autres par des fascicules transverses. Dans quelques cas, ces nervures latérales primordiales et secondaires peuvent commencer au contact même de la nervure médiane ou d'une des nervures latérales qui les ont précédées; elles ont alors l'aspect de branches descendantes.

En ce qui concerne les glumelles inférieures des fleurs, il faut distinguer celles qui ont une arête de celles qui n'en ont pas. Quand elles ont une arête, le groupe vasculaire du haut de la nervure médiane commence dans la partie supérieure de cette arête, descend ensuite à l'intérieur de celle-ci, et arrive enfin dans la nervure médiane de la lame, où il se réunit aux vaisseaux ascendants (*Lolium italicum, temulentum*). J'ai trouvé quelquefois dans l'arête deux faisceaux vasculaires descendant à la fois : l'un, plus gros, occupait la ligne médiane, l'autre, plus grêle, était latéral. J'ai même dessiné des glumelles dans l'arête desquelles il y avait trois faisceaux vasculaires parallèles : le médian était réuni aux vaisseaux ascendants de la nervure médiane de la lame, tandis que chacun des deux faisceaux de l'arête, déjà arrivé dans la partie supérieure de la lame, y était bifurqué, et chaque branche descendait dans une nervure latérale particulière (1). Il y avait en-

(1) On peut considérer les branches de la fourche comme deux groupes vasculaires du haut de la glumelle : l'un descendant de l'arête, l'autre appartenant au sommet de la lame, tous les deux reliés vasculairement.

core, de chaque côté de la région supérieure de la lame, un groupe vasculaire libre plus rapproché des bords de cette lame, lequel descendait en opposition avec un faisceau vasculaire montant dans la nervure correspondante (*Lolium temulentum*).

Ce que je viens de dire des vaisseaux ascendants et des vaisseaux descendants de la glume et de la glumelle inférieure est applicable aussi en partie à la glumelle supérieure, dans chacune des deux grosses nervures de laquelle j'ai vu un groupe vasculaire se former dans la région supérieure, à quelque distance du sommet. Ce groupe vasculaire, qui peut exister avant qu'aucun vaisseau ascendant ne soit apparent dans la partie inférieure de la lame, s'allonge par en bas et finit par rencontrer les vaisseaux qui, un peu plus tard ou simultanément, montent de l'axe.

Il ne faut pas omettre que, près de l'insertion de la glumelle inférieure de chaque fleur, les vaisseaux du petit axe de l'épillet et ceux de la base des deux glumelles sont reliés entre eux par des cellules vasculaires, de façon à rappeler le plexus vasculaire qui existe à l'insertion de chaque épillet, ou celui plus complexe que l'on observe au nœud près duquel chaque feuille de la tige proprement dite est insérée.

J'ai déjà signalé l'apparition du premier vaisseau de l'étamine dans la partie inférieure du connectif de l'*Hordeum vulgare* (voy. p. 320) et antérieurement aussi dans les *Primula elatior* et *grandiflora* (voy. p. 258), dans la base de l'anthère et le sommet du filet de l'*Anagallis arvensis* (p. 251), dans la partie supérieure du filet du *Mibora verna* et du *Nardus stricta*.

Je trouve également le premier ou les premiers vaisseaux de l'étamine naissant dans la partie inférieure du connectif du *Lolium temulentum* et du *L. perenne* aristé, dont j'ai parlé. Ce premier vaisseau ou ces premiers vaisseaux sont prolongés ensuite de haut en bas dans le filet. Ils restent fort longtemps libres par leur base, indépendants de ceux du réceptacle.

J'ai observé plusieurs fois, dans des étamines adultes du *Lolium italicum*, que les vaisseaux du filet disparaissaient par

résorption. Dans des étamines dont les grains de pollen étaient à peu près remplis de granules amylacés d'environ $0^{mm},0025$ de diamètre, devenant d'un bleu noir par l'addition de l'iode, il n'existait plus de vaisseaux que dans la base du filet, ou, dans d'autres étamines, à l'intérieur du connectif.

Vers l'époque de la fécondation, je n'ai pas trouvé de vaisseaux dans le pistil; mais, peu de temps après, un assez gros faisceau vasculaire s'étendait du réceptacle dans la base de l'ovaire, où, dans la face antérieure, il se dirigeait vers l'insertion de l'ovule. Le pistil, vers la même époque, m'a plusieurs fois montré un vaisseau courbe dans l'insertion même de l'axe de chacun des deux stigmates rameux. Ce vaisseau, libre par les deux bouts, avait son extrémité inférieure dirigée vers le côté correspondant de l'ovaire, tandis que l'extrémité supérieure montait dans la base de l'axe du stigmate. Une courte série de cellules vasculaires était parfois située un peu plus haut dans le prolongement du même vaisseau à l'intérieur du stigmate (*Lolium italicum*, *temulentum*).

Il est temps maintenant d'examiner les déductions qui découlent de ces observations sur l'apparition des premiers vaisseaux dans les plantes que j'ai étudiées.

XII. — *La ramification dans les végétaux est-elle partout et toujours acropète?* (1)

Il y a cinquante ans, les botanistes pensaient que les tiges se ramifient de bas en haut, et que les feuilles se forment de haut en bas. En 1837, Ad. Steinheil assura que les feuilles composées font exception à la règle, et qu'elles se forment de bas en haut. En 1846, Mercklin nia ces exceptions, et affirma que toutes ces feuilles se forment de haut en bas. Adr. de Jussieu, après l'étude des feuilles du *Guarea*, dit que les feuilles composées pourraient bien se former de bas en haut. En 1853,

(1) Lu à l'Académie des sciences, le 26 décembre 1881.

après l'examen d'un grand nombre de végétaux, j'annonçai qu'il existe réellement des feuilles à ramification *acropète* ou *basifuge* et des feuilles à ramification *basipète;* je dis aussi qu'il y a des feuilles à *formation mixte* et d'autres d'un type que je qualifiai de *formation parallèle.* Après ma communication à l'Académie, Payer prétendit que, dans les feuilles comme dans les tiges, la ramification a toujours lieu de bas en haut; que toujours les rameaux de même génération naissent de bas en haut, et que, si certaines feuilles paraissent se former de haut en bas, c'est qu'elles ont une constitution analogue à celle de la grappe scorpioïde (*Comptes rendus*, t. XXXVII, p. 419 et suiv.). Je n'eus pas de peine à montrer que la structure de ces feuilles n'a rien de ce qui constitue la grappe scorpioïde.

Aujourd'hui, certains botanistes reviennent à l'avis de Payer, et le dépassent même. Ainsi, M. J. Sachs (*Traité de Botanique*, traduction française, 1873, p. 224 à 226) ne parle plus de feuilles basipètes. Il rattache les feuilles composées pennées, les feuilles séquées, partites, lobées, dentées des Monocotylédones et des Dicotylédones, au type acropète (ou basifuge). Se fondant sur la constitution scorpioïde des feuilles des *Helleborus*, *Amorphophallus*, etc., il regarde les feuilles digitées et les palmées comme des grappes scorpioïdes raccourcies, dont les rameaux sont insérés au même niveau au sommet du pétiole. Pourtant la vue des figures de Payer concernant les feuilles du *Lupinus* le ramène au doute; il admet, pour certaines feuilles, la possibilité d'une formation de haut en bas. N'est-il pas singulier que ce soient les *feuilles digitées* du *Lupinus* qui lui suggèrent cette réflexion, et non les feuilles de l'une des nombreuses plantes qui présentent réellement des *feuilles pennées basipètes*, qu'il semble méconnaître? Le tableau suivant prouve incontestablement que, dans les feuilles du *Cephalaria leucantha*, les plus jeunes folioles sont les inférieures à toutes les phases de l'apparition de ces folioles; il en est ainsi dans toutes les feuilles pennées basipètes :

	Première feuille.	Deuxième feuille.	Troisième feuille.	Quatrième feuille.
	mm	mm	mm	mm
Hauteur de la feuille...	0,55...	1,40...	3,00...	8,50
Foliole terminale.......	0.26...	0,77...	1,80...	4,80
1re foliole latérale......	0,07...	0,35...	0,85...	2,80
2e foliole............	0,03...	0,20...	0,55...	2,05
3e foliole............	» ...	0,13...	0,42...	1,65
4e foliole............	» ...	0,035..	0,27...	1,05
5e foliole............	» ...	» ...	0,17...	0,65
6e foliole............	» ...	» ...	0,10...	0,50
7e foliole............	» ...	» ...	0,05...	0,36
8e foliole............	» ...	» ...	» ...	0,18

Il est bien certain que la ramification n'est pas la même partout. Je l'ai montré dans l'inflorescence de quelques Graminées (*Nardus stricta*, etc.). Il y a assurément deux sortes de feuilles pennées : les *pennées basifuges* ou *acropètes* et les *pennées basipètes*. Je soutiens aussi que les feuilles pennées basipètes, pas plus que les digitées, les palmées, les peltées et les digitinerviées, ne sont expliquées, en leur attribuant une constitution scorpioïde, qui n'existe pas chez elles.

N'est-il pas évident que, morphologiquement, la grappe scorpioïde ne subsiste plus, quand, par la pensée, on a raccourci la grappe au point de ramener tous les rameaux au même niveau, au sommet du pétiole? Ce qui constitue la grappe scorpioïde, c'est l'insertion du dernier rameau, du quatrième je suppose, sur le troisième, de celui-ci sur le deuxième, du deuxième sur le premier, et de ce premier sur l'axe. S'il ne peut plus y avoir de grappe scorpioïde quand tous les rameaux sont ainsi ramenés au sommet du pétiole, à plus forte raison n'y en aura-t-il pas dans les feuilles pennées basipètes, dont les folioles sont de même génération, au même titre que celles des feuilles basifuges.

Mais, pourra-t-on dire, la grappe scorpioïde n'est pas alors à l'extérieur, elle est interne ; elle réside dans la disposition des faisceaux? Cette assertion serait aussi erronée que la première. J'y ai déjà répondu en 1853 (*Ann. sc. nat.*, 3e série,

t. XX, p. 183 et suiv.). Que l'on me permette de citer de nouveau quelques exemples.

La grappe scorpioïde interne suppose *une succession unilatérale de faisceaux nés les uns des autres et portés par un faisceau primordial*. Or, dans les feuilles digitées et digitinerviées, il y a dans le pétiole ordinairement à peu près autant de faisceaux longitudinaux qu'il existe de folioles, de lobes ou de nervures digitées (*Lupinus*, *Æsculus*, *Ricinus*, *Acer*, *Paulownia*, *Menispermum*, etc.). Il y a environ une douzaine de faisceaux dans le pétiole du *Lupinus macrophyllus*. Tous ces faisceaux sont reliés latéralement les uns aux autres au-dessous des folioles, et leurs ramifications forment, en outre, au sommet du pétiole, en travers de la moelle, un lacis qui réunit encore entre elles les folioles à leur insertion. On ne saurait donc trouver dans les feuilles de ce *Lupinus* une double grappe scorpioïde. J'en pourrais dire autant du *Menispermum canadense*, etc., pour ses nervures digitées. Dans le *Paulownia imperialis*, c'est une couche fibro-vasculaire continue qui entoure la moelle dans le pétiole.

D'autre part, pour qui connaît les faits, il semble incroyable que l'on puisse nier ou révoquer en doute l'ordre d'apparition des folioles dans les feuilles pennées *basipètes*. Même en cette saison (novembre et décembre), on en trouve de beaux exemples dans les *Cephalaria leucantha*, *Balansæ*, *Valeriana officinalis*, *Potentilla anserina*, *pensylvanica*, *Sanguisorba officinalis*, etc. Dans ces dernières plantes, le nombre des faisceaux du rachis est moindre que celui des folioles. Il y en a souvent cinq ou sept, quelquefois plus, d'autres fois trois seulement. Ces faisceaux longitudinaux du rachis naissent vasculairement isolés les uns des autres ; par en haut ils sont seulement tardivement réunis par des anastomoses obliques ; parfois ils sont aussi rapprochés latéralement à diverses hauteurs. Le médian est le premier formé et le plus long ; les marginaux sont les derniers apparus et sont les plus courts. Le médian est continu avec la nervure médiane de la foliole terminale. Il donne quelquefois insertion à la nervure médiane de la foliole laté-

rale supérieure de chaque côté (*Valeriana*); dans les *Potentilla pensylvanica, anserina*, il supporte aussi les deuxièmes folioles latérales. Le premier faisceau latéral de chaque côté donne insertion à la nervure médiane de la foliole qui vient au-dessous des précédentes, et souvent aussi à une, deux ou trois autres folioles placées de plus en plus bas. Dans les *Cephalaria leucantha*, *Balansæ*, c'est même sur ce premier latéral de chaque côté que s'insère la nervure médiane des folioles de la paire supérieure. Le deuxième faisceau latéral supporte la nervure médiane d'une, deux ou trois des folioles qui viennent après de haut en bas, etc. Le faisceau marginal du rachis donne ordinairement insertion à la nervure médiane des folioles les plus bas placées. Si ce faisceau marginal est très faible, il continue seulement une nervure latérale de la foliole inférieure. En outre, un petit fascicule unit fort souvent, dans le rachis, la partie inférieure de la nervure médiane des folioles superposées (*Potentilla*, *Sanguisorba*, etc.).

Ces faisceaux du rachis, d'abord indépendants par en haut, sont quelquefois manifestement réunis au bas de la gaine. Dans les *Cephalaria* cités et dans le *Valeriana*, les faisceaux latéraux d'un même côté sont reliés par en bas entre eux et avec ceux du côté correspondant de la feuille opposée. On pourrait être tenté de trouver là l'origine de l'apparition basipète des folioles et la confirmation de la prétendue loi générale qui, dit-on, régit la ramification de bas en haut. On pourrait dire : le premier faisceau latéral porte les folioles latérales les plus haut placées; le deuxième faisceau latéral, qui est plus jeune que le premier, et inséré sur lui par en bas, porte les folioles situées au-dessous des supérieures; le troisième faisceau latéral, plus jeune que le deuxième, et aussi relié à lui, porte les folioles inférieures. Donc la loi de ramification que nous admettons est vérifiée.

On pourrait soutenir cela si chaque faisceau du rachis ne portait qu'une ou deux folioles; mais chaque faisceau en supporte souvent trois ou quatre. Comme ces trois ou quatre folioles se succèdent de haut en bas, il est prouvé de nouveau

que la formation des folioles n'est pas soumise à la loi dite générale de la ramification de bas en haut.

N'est-il pas clair que tout cet ensemble ne peut constituer de chaque côté de la feuille une grappe scorpioïde? Et puis, les faisceaux du rachis ne peuvent avoir aucune influence sur la naissance des folioles, car celles-ci apparaissent bien avant les faisceaux vasculaires rachidiens, qui leur correspondent; elles naissent même souvent avant l'ébauche cellulaire de ces faisceaux.

Les premiers vaisseaux des folioles naissent aussi indépendants de ceux du rachis, à une époque où ceux-ci peuvent ne pas exister encore. Le *Valeriana officinalis* en donne en ce moment de beaux exemples, que je regrette de ne pouvoir décrire, faute d'espace.

Le premier vaisseau de chaque foliole débute dans la région moyenne, ou dans la partie supérieure, quelquefois en bas de la nervure médiane, et, dans la série des folioles, suivant l'ordre de naissance basipète de celles-ci (*Cephalaria*, *Valeriana*, *Potentilla*, etc.).

Voici l'ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans la feuille du *Cephalaria leucantha*. Dans des bourgeons axillaires, j'ai vu le premier vaisseau des deux premières feuilles apparaître, suivant la vigueur de la végétation, tantôt dans la base de la nervure médiane de la feuille, tantôt dans la région moyenne, tantôt dans la foliole terminale. Dans les bourgeons terminaux, le premier vaisseau s'est montré dans la foliole terminale. Étendu par en haut et par en bas, il se double, en haut de la foliole, d'un ou de quelques autres vaisseaux. Simple par en bas, il peut déjà être continu jusque dans la tige, au-dessous d'une feuille de $2^{mm},90$.

Dans une feuille de 4 millim., dont la foliole terminale avait déjà des vaisseaux dans quelques nervures latérales, le fascicule médian du rachis avait deux vaisseaux, et plus bas dans la gaîne un seul, qui était prolongé dans la tige. Le premier faisceau latéral de chaque côté avait un vaisseau étendu à la fois dans la gaine et dans la tige. D'un côté, le vaisseau arrivait

un peu au-dessous du niveau de la foliole inférieure ; dans le faisceau de l'autre côté, le vaisseau n'arrivait que dans le bas de la gaine et se prolongeait davantage dans la tige. Il est à noter que les folioles supérieures de chaque côté, avec lesquelles ces vaisseaux latéraux du rachis devaient plus tard être en relation, possédaient déjà un vaisseau dans leur nervure médiane. Dans une feuille un peu plus avancée, le vaisseau de chaque premier faisceau latéral montait un peu plus haut. Dans des feuilles plus âgées encore (5 à 6 millim.), ce premier vaisseau latéral de chaque côté était réuni aux premiers vaisseaux des deux ou trois folioles latérales supérieures. C'est vers cette époque que naît dans le rachis le premier vaisseau du deuxième faisceau latéral de chaque côté. D'abord libre, il ne tarde pas à recevoir par en haut l'insertion du premier vaisseau de deux ou trois folioles de la région moyenne; par en bas, il va s'unir avec le premier faisceau latéral du même côté, dans la partie de la gaine connée avec la feuille opposée.

Alors il est mis en relation avec le vaisseau symétrique de l'autre feuille. De ce trait d'union vasculaire des deux feuilles s'élève parfois un fascicule qui reçoit l'insertion du premier vaisseau du troisième faisceau latéral du côté correspondant de chaque feuille, lequel vaisseau, né dans le rachis, reçoit l'insertion vasculaire d'une ou des deux folioles inférieures du même côté. D'autres fois, le troisième faisceau latéral de chaque feuille s'insère isolément sur le trait d'union des deux feuilles. Ces divers faisceaux latéraux du rachis, d'abord indépendants, puis réunis par en bas, sont ensuite reliés par en haut par une anastomose, chacun avec le faisceau qui l'a précédé.

Ni dans le *Potentilla anserina*, ni dans le *P. pensylvanica*, etc., les faisceaux du rachis ne sont unis à la base de la feuille comme dans les *Cephalaria* et le *Valeriana* cités. Je me borne à constater ici que, dans des feuilles de 2 millim. du *Potentilla pensylvanica*, j'ai vu poindre dans la gaine, à l'intérieur de la nervure médiane et du premier faisceau latéral, et plus tard dans le deuxième latéral, auprès de l'insertion de

la stipule, des vaisseaux que je ne puis décrire, faute d'espace, pendant qu'il s'en développait dans la nervure médiane de la foliole terminale; je constate aussi qu'il en naît ensuite successivement de haut en bas dans les nervures médianes des autres folioles.

Après l'apparition des premiers vaisseaux dans les nervures médianes des folioles, naissent ceux des nervures latérales pennées de celles-ci. Mais là se présentent deux cas : ou bien l'ordre de naissance des vaisseaux de ces nervures pennées est basipète comme celui des folioles, de leurs nervures médianes et de leurs dents, ou bien les nervures latérales des folioles suivent un autre ordre d'apparition, qui donne lieu à un type *mixte*.

Je ne puis m'occuper ici que du type exclusivement basipète, et je n'en donnerai qu'un seul exemple, qui en ce moment même se vérifie aisément dans toutes ses parties.

Dans le *Potentilla pensylvanica* et autres plantes analogues, les dents des jeunes feuilles sont relativement grandes et s'y présentent comme des lobes profonds.

Les nervures pennées des folioles leur correspondent directement, et c'est souvent à l'intérieur de ces dents que commence le premier vaisseau, alors libre par les deux bouts. D'autres fois cependant il débute au contact de la nervure médiane, mais toujours c'est celui des dents supérieures qui se montre d'abord dans ce *Potentilla pensylvanica*. Ce n'est pas tout encore. Les vaisseaux des nervures tertiaires de chaque foliole commencent en haut des dents. De chaque côté de la nervure médiane de la dent se forme un petit vaisseau, qui se dirige obliquement de haut en bas, parallèlement au bord de cette dent. A quelque distance au-dessous naissent, sur la nervure médiane de la dent et de haut en bas, les vaisseaux de deux ou trois nervures pennées, dont la supérieure, en se courbant de bas en haut, va s'unir au vaisseau qui descend. Le vaisseau de la nervure placée plus bas du même côté va aussi se relier au précédent, près du bord.

Pendant que ces vaisseaux latéraux du haut de la dent se

développent, il se fait, au-dessous de chaque sinus rentrant qui séparent deux dents, une fourche vasculaire, dont chaque branche monte dans le côté de la dent voisine, et va plus haut se relier aux vaisseaux marginaux correspondants. Entre cette branche de la fourche et la nervure médiane de la dent s'interposent des nervures pennées inférieures. La tige de cette fourche s'insère tantôt sur la nervure médiane de la foliole, tantôt sur celle de l'une des deux dents adjacentes.

La feuille du *Potentilla pensylvanica* est donc cinq fois basipète ; elle l'est : 1° par la naissance des folioles ; 2° par celle des dents ; 3° par l'apparition des vaisseaux dans les nervures médianes des folioles ; 4° par l'apparition des vaisseaux des nervures pennées ou secondaires ; 5° par la naissance des vaisseaux dans les nervures des dents.

Puisqu'il y a des feuilles et des folioles dont les dents ou les vaisseaux de leurs nervures pennées naissent de haut en bas, il est évident que la formation basipète est indépendante de la constitution scorpioïde.

DONC LA RAMIFICATION N'EST PAS PARTOUT ET TOUJOURS ACROPÈTE ; *ce que démontre égalememt la naissance des folioles elles-mêmes.*

TABLE DES ARTICLES

CONTENUS DANS CE VOLUME.

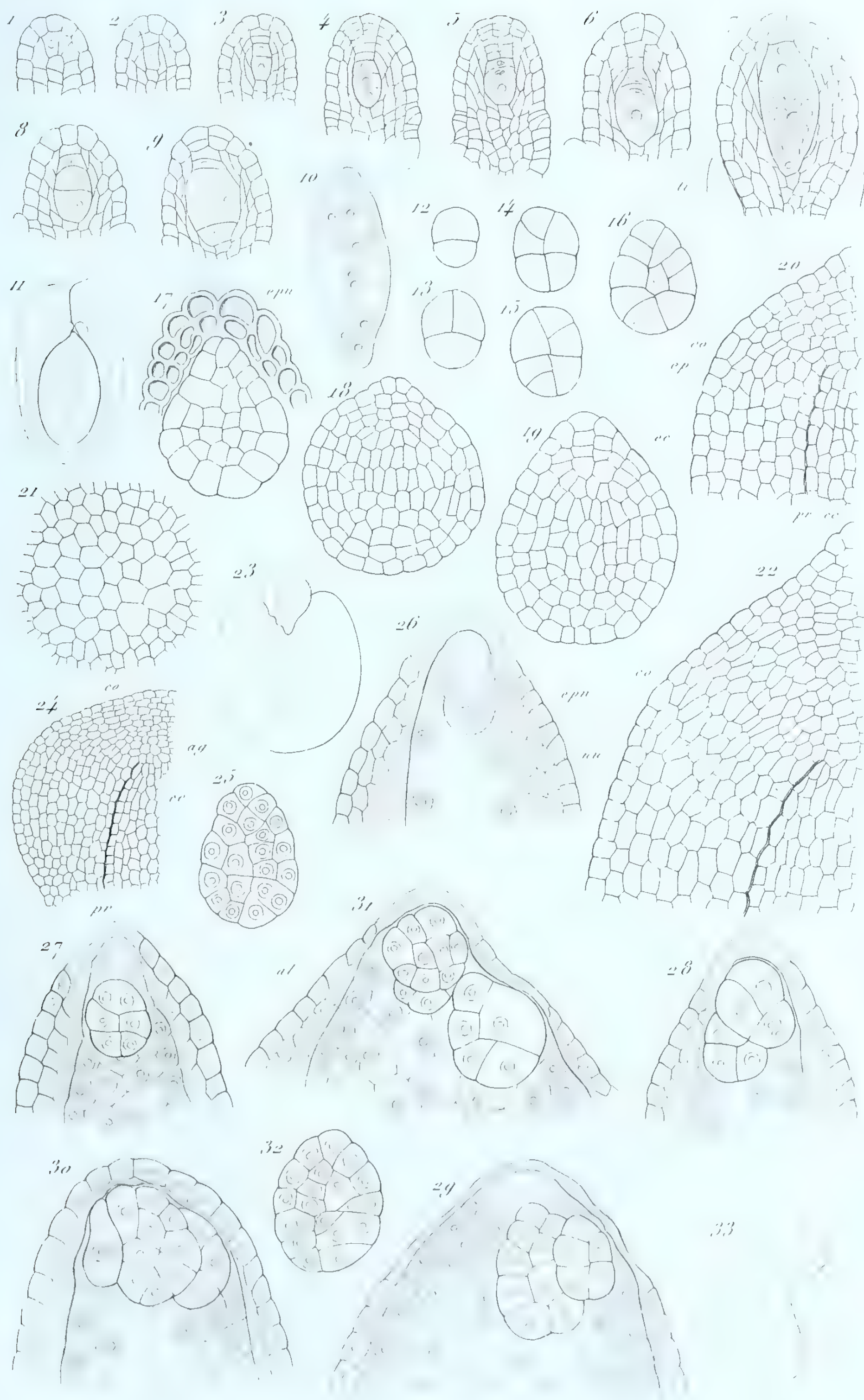
ORGANOGRAPHIE, ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE VÉGÉTALES.

FLORES ET GÉOGRAPHIE BOTANIQUE.

TABLE DES MATIÈRES

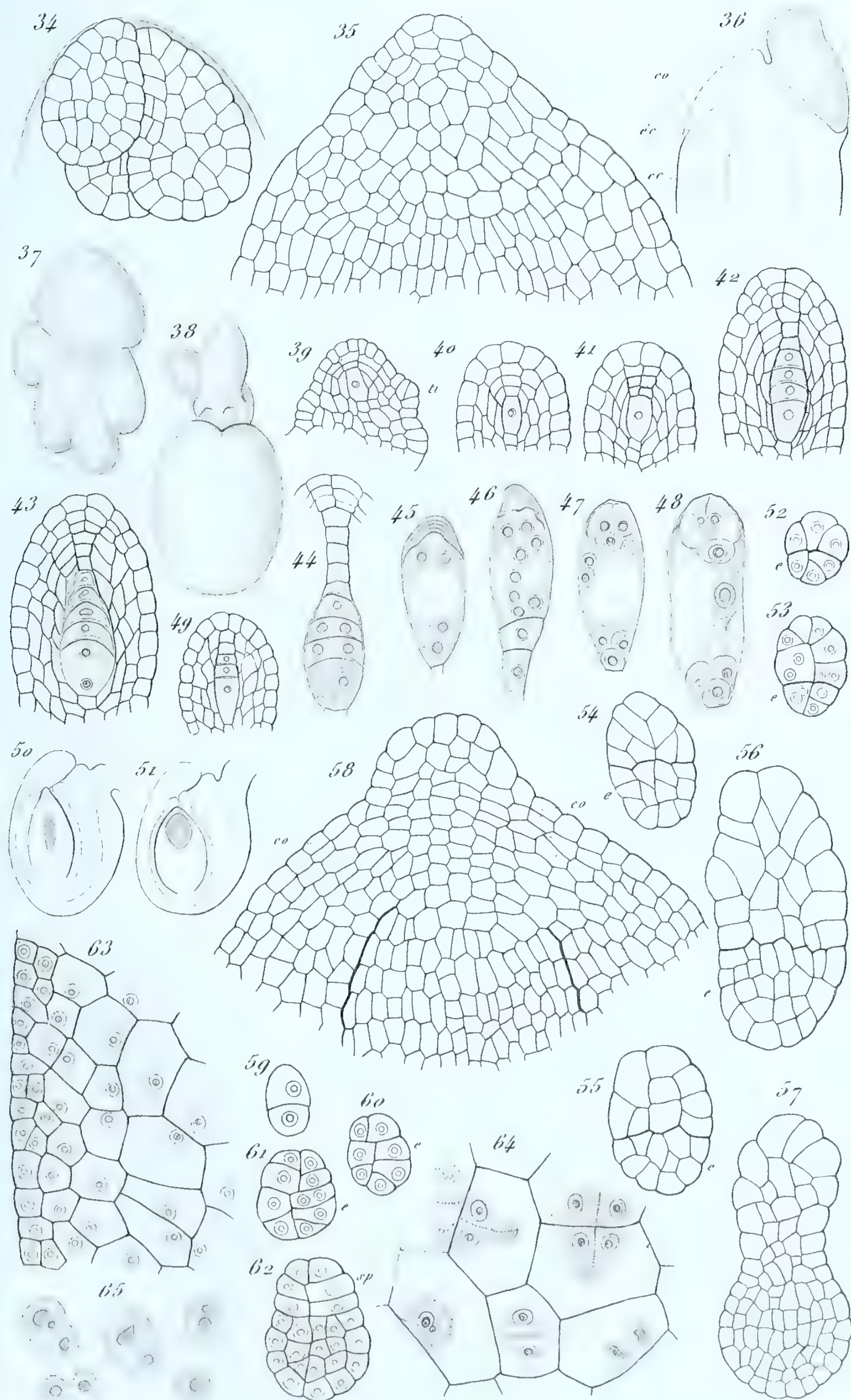
PAR NOMS D'AUTEURS.

PARIS. — IMPRIMERIE EMILE MARTINET, RUE MIGNON, 2



L. Guignard del.

Embryogénie des Légumineuses

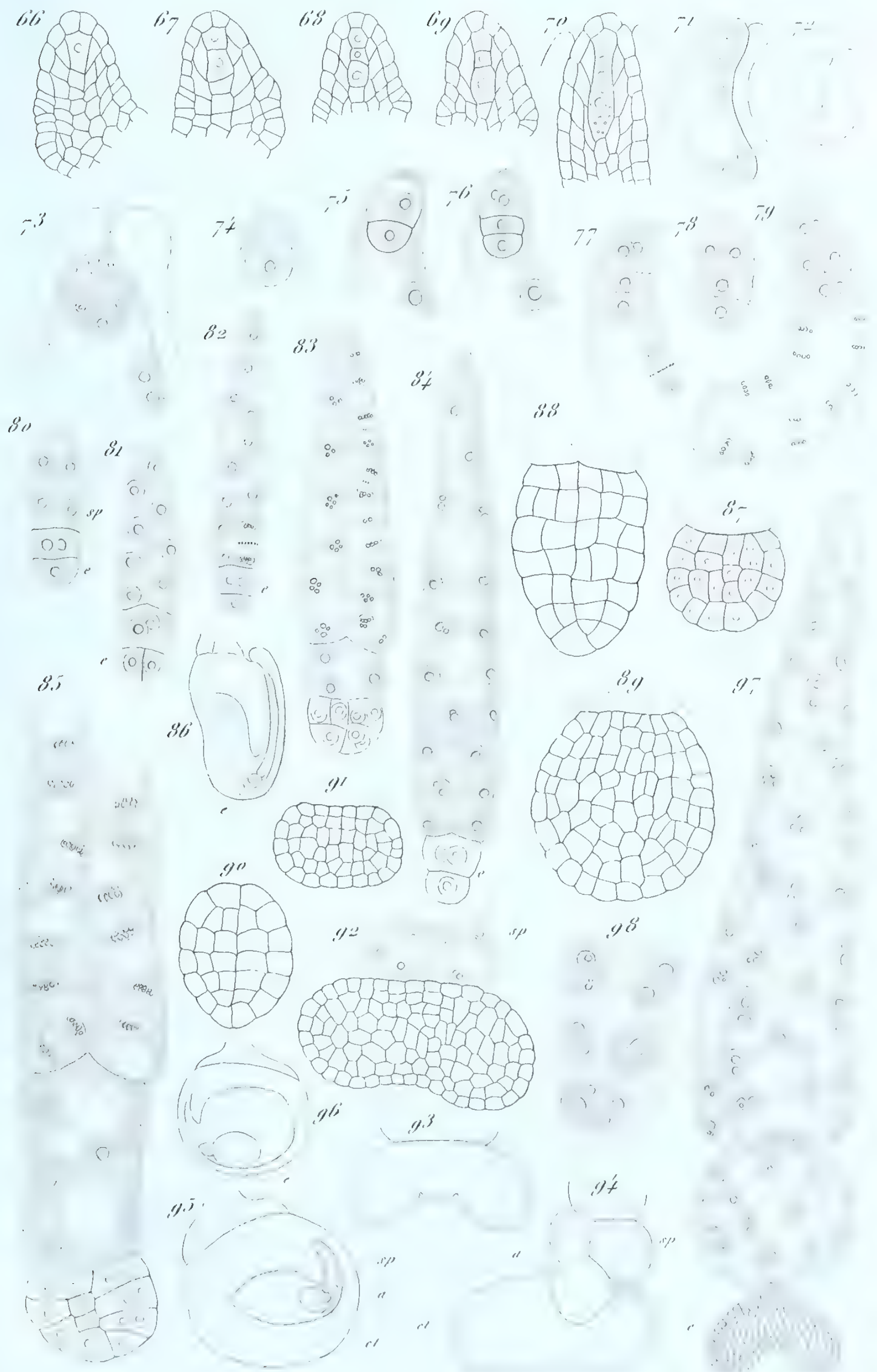


L. Guignard del. Pierre sc.

Embryogénie des Légumineuses.

Imp. A. Salmon, Paris

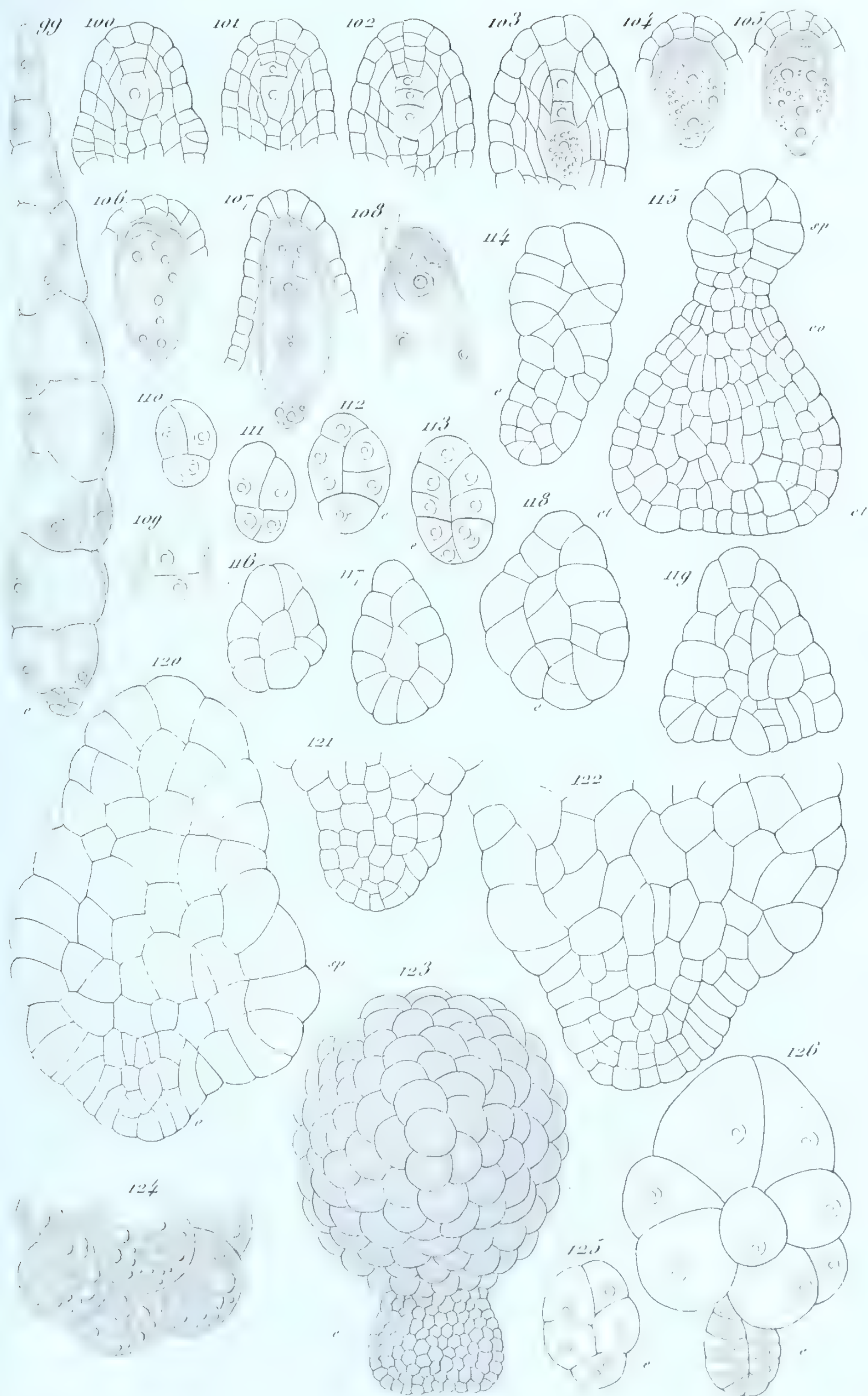

BRITISH MUSEUM
NATURAL H



L. Guignard del.

Embryogénie des Légumineuses.

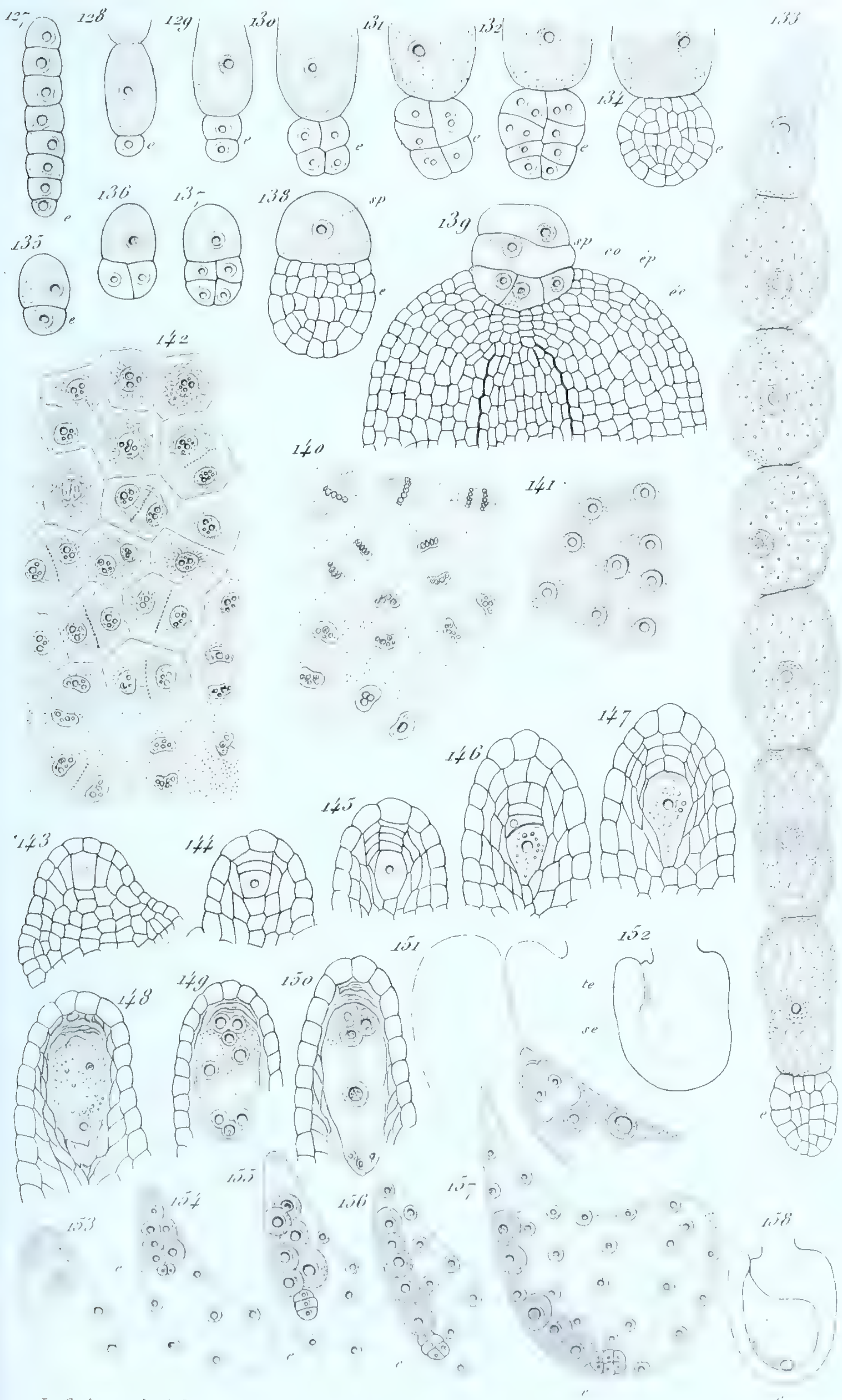
Imp. A. Salmon Paris.



L. Guignard del. Pierre sc.

Embryogénie des Légumineuses.

Imp. A. Salmon Paris



L. Guignard del.

Embryogénie des Légumineuses.

Imp. A. Salmon, Paris.

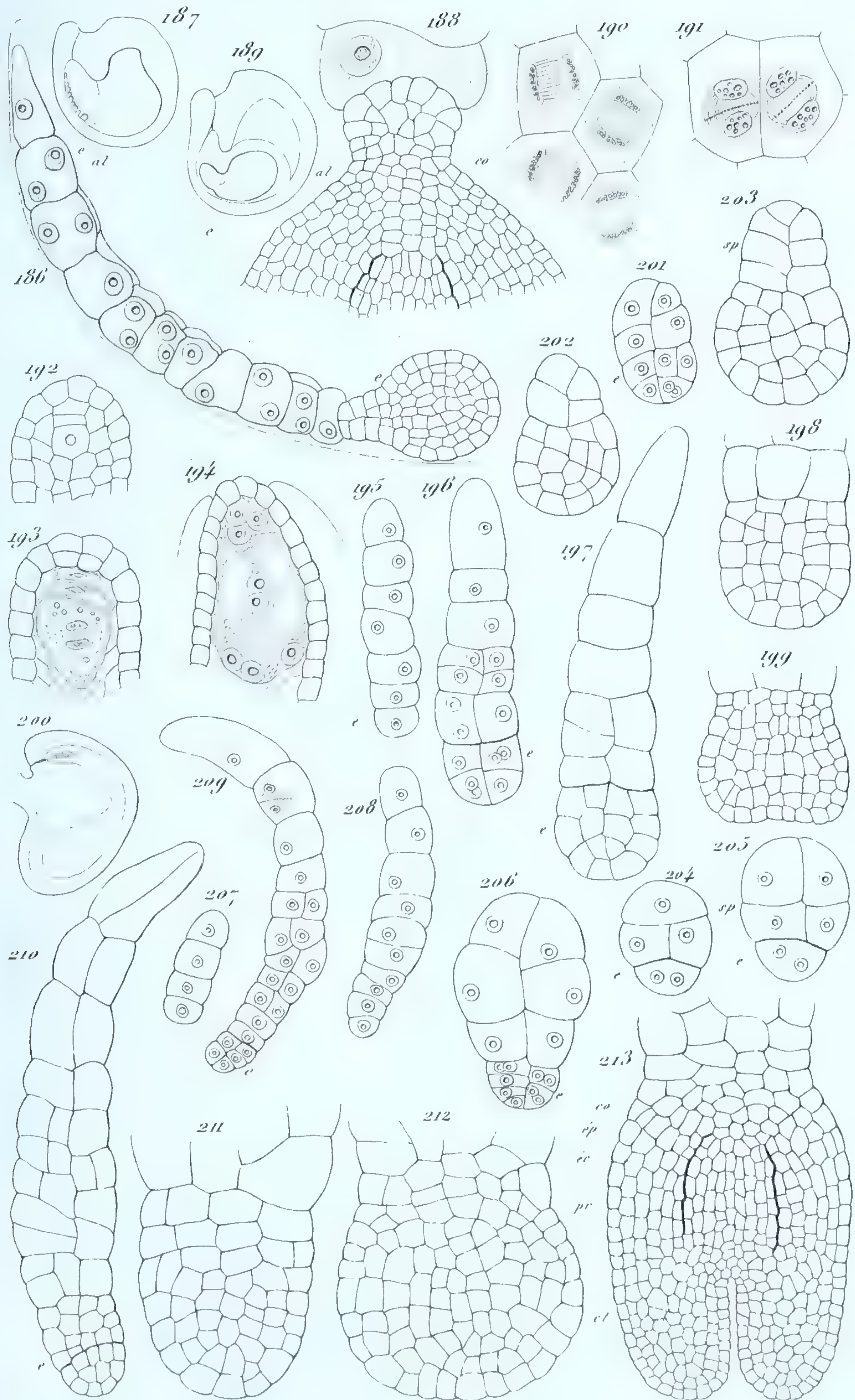




L. Guignard del. Pierre sc.

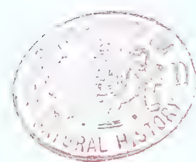
Embryogénie des Légumineuses.

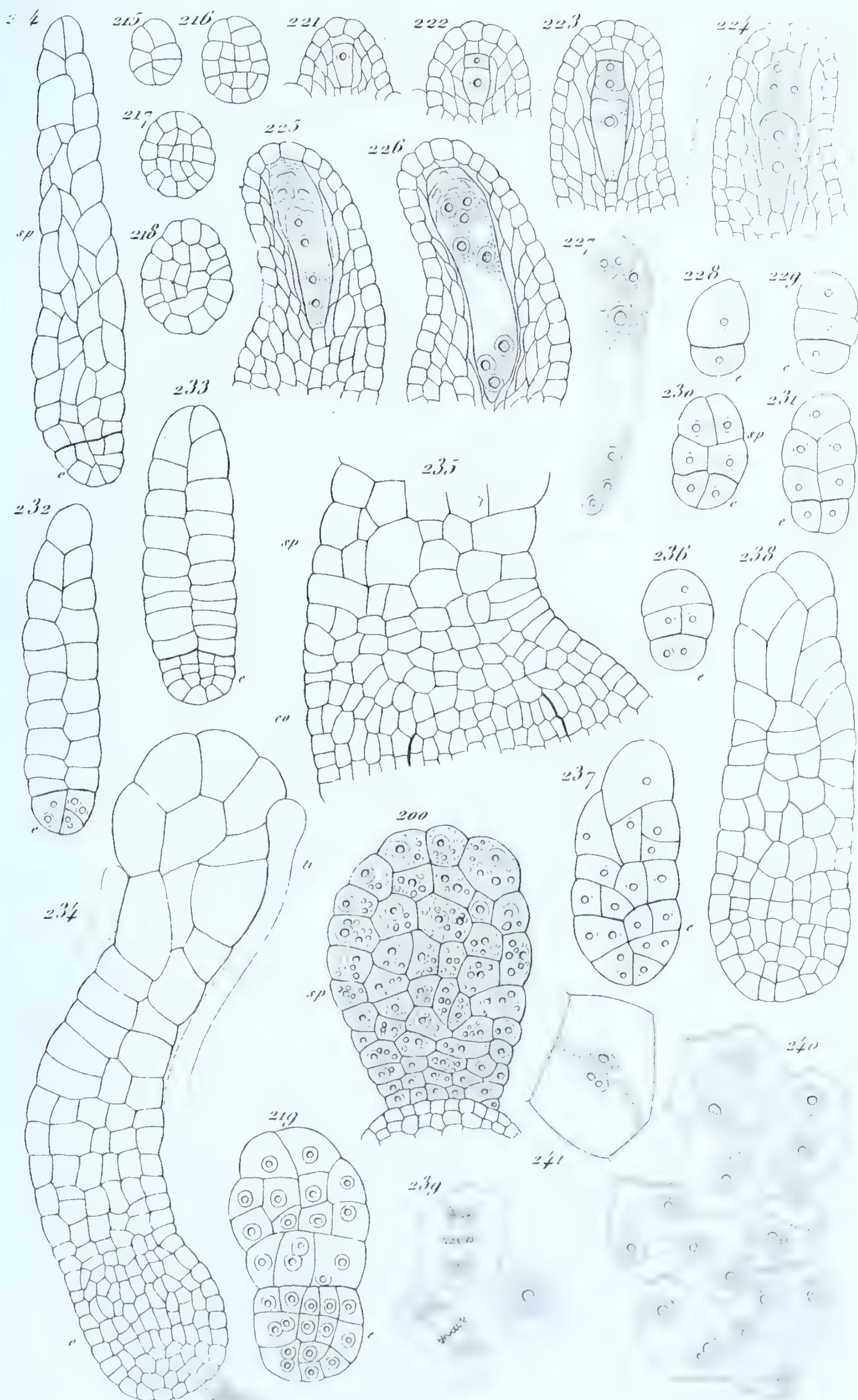




L. Guignard del. Pierre sc.

Embryogénie des Légumineuses.



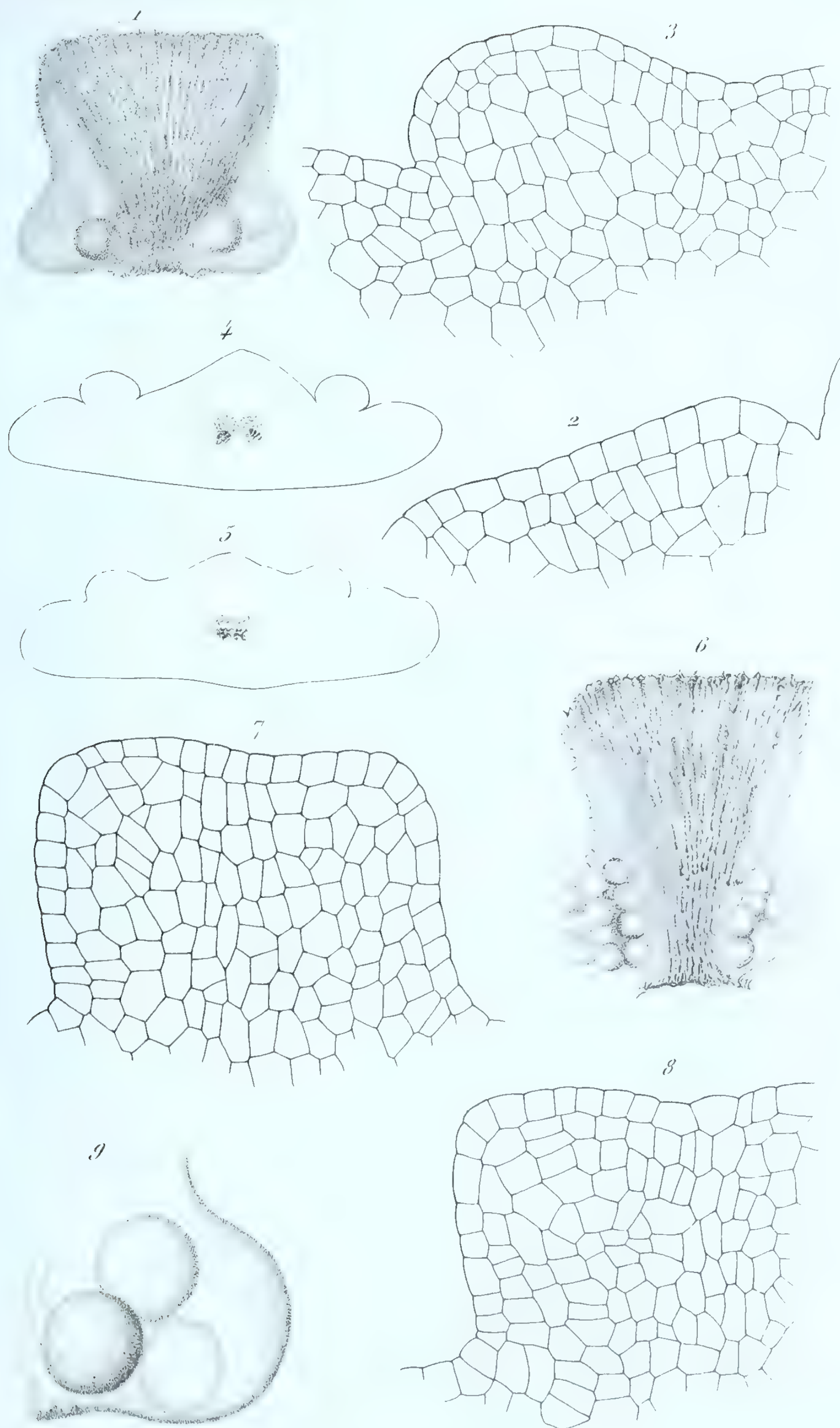


L. Guignard del. Pierre sc.

Embryogénie des Légumineuses.

Imp. A. Salmon Paris



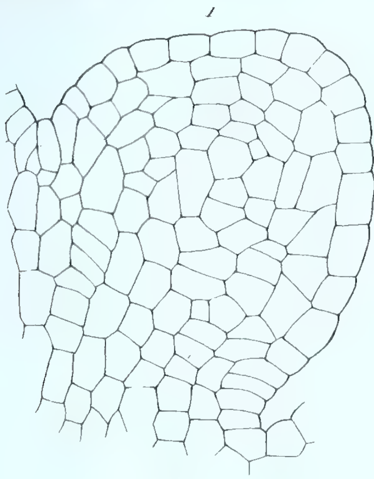


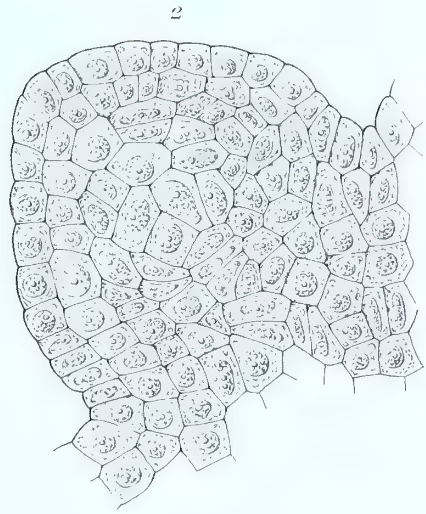
eub del. Pierre sc.

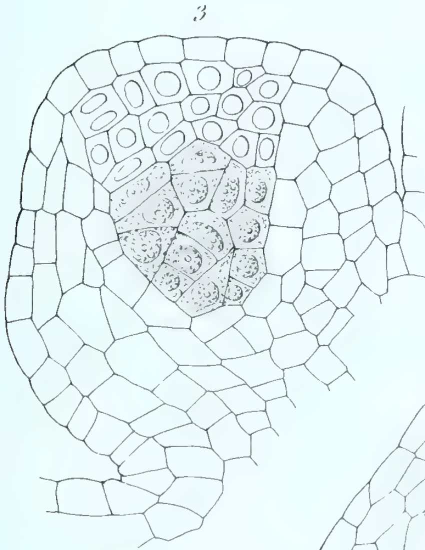
Recherches sur les Cycadées.

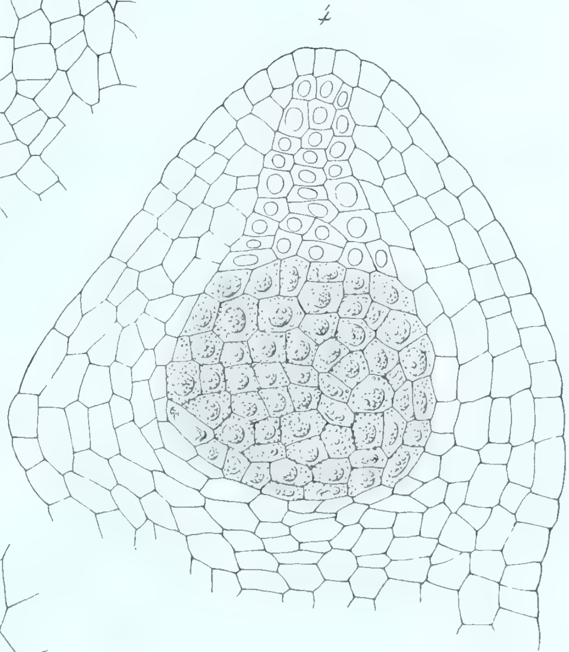
Imp. A. Salmon, Paris.

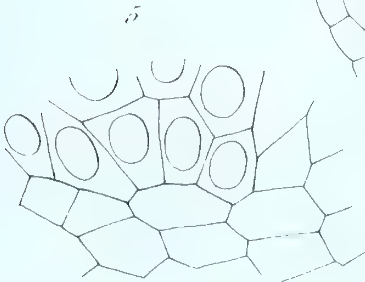

NATURAL HIS







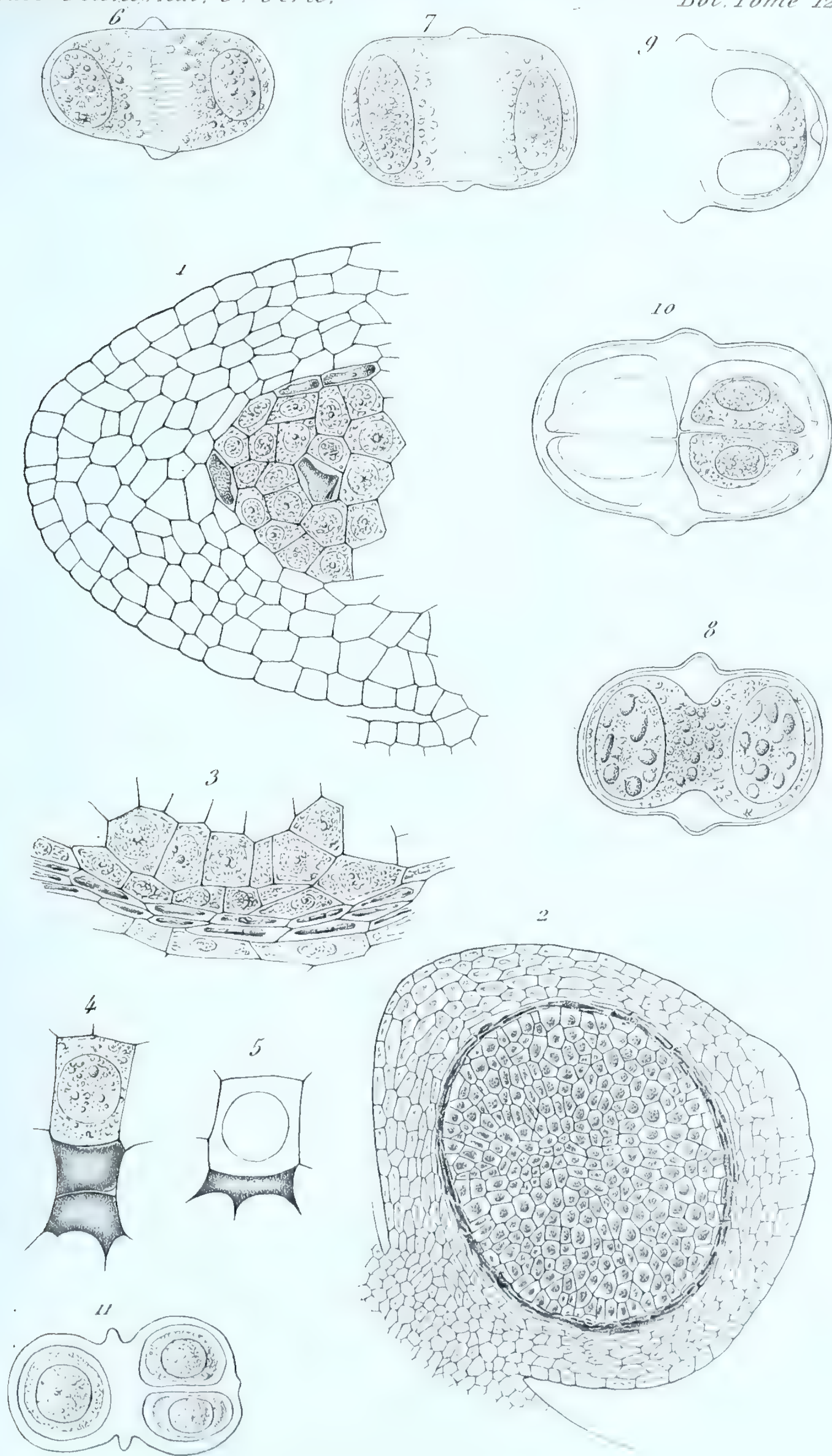




Treub del. Pierre sc.

Recherches sur les Cycadées.

Imp. A. Salmon, Paris.

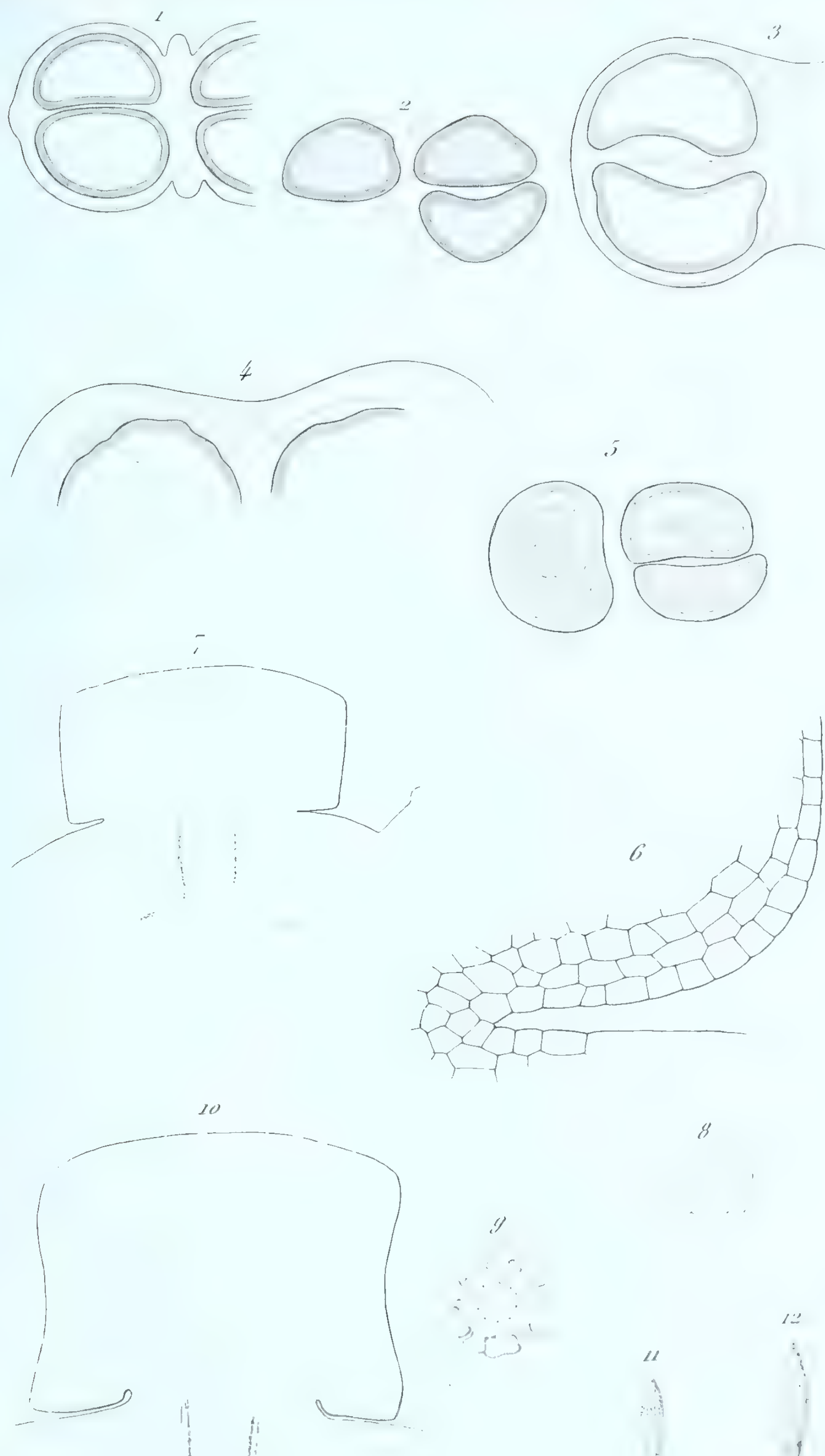


...eub del. Pierre sc.

Recherches sur les Cycadées.

Imp. A. Salmon, Paris.


BRITISH MUSEUM
NATURAL



Treub del. Picart sc.

Recherches sur les Cycadées.

Imp. A. Salmon, Paris.


NATURAL HISTORY

2

1

3

5

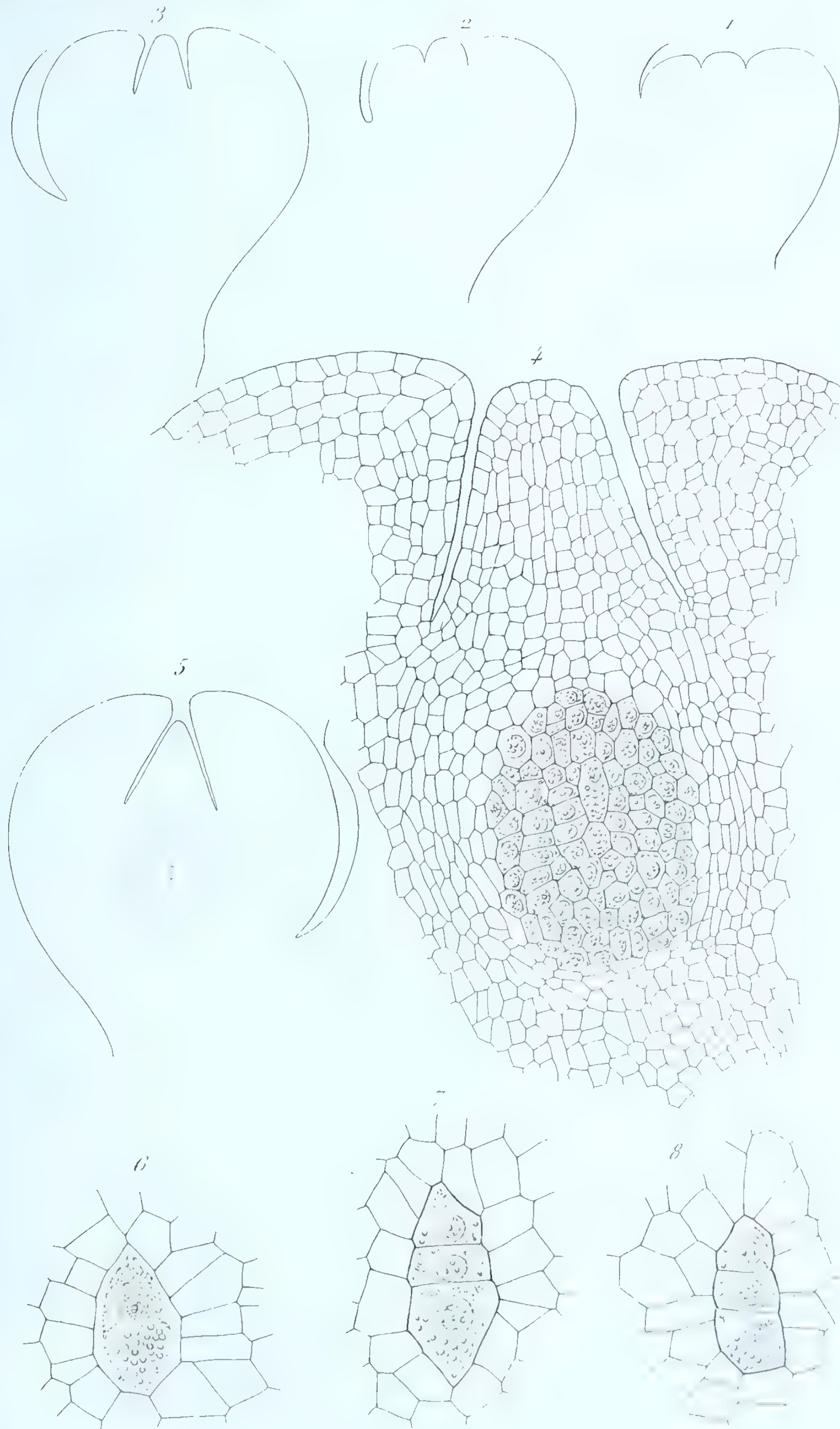
4

Treub del.

Recherches sur les Cycadées

Imp. [illegible]



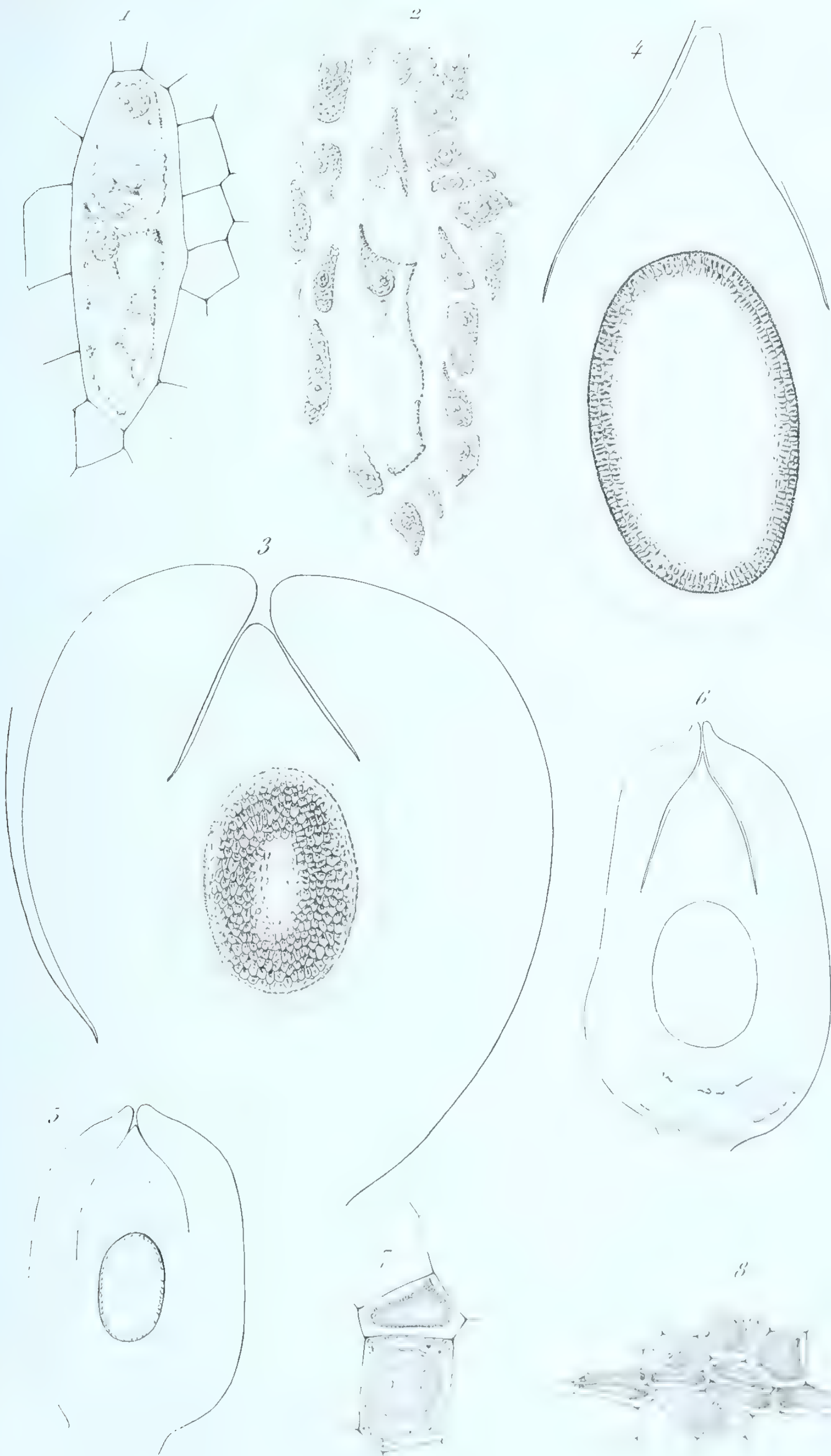


Treub del.

Recherches sur les Cycadées.

Imp. A. Salmon . . .


NATURAL HISTORY



Treub del.

Recherches sur les Cycadées

Imp. A. Salmon, P.



